

FRUCHTANATOMISCHE UNTERSUCHUNGEN AN LITHOSPERMEAE

D i s s e r t a t i o n

zur

Erlangung des Doktorgrades

des

Fachbereiches Biologie

der

Ludwig-Maximilians-Universität

München

vorgelegt

von

Johann Seibert

aus

München

München 1977

1. Berichterstatter: Prof. Dr. H. Merxmüller
2. Berichterstatter: Prof. Dr. J. Grau

Tag der mündlichen Prüfung: 23. XI. 1977





Digitized by the Internet Archive  
in 2026

# DISSERTATIONES BOTANICÆ

BAND 44

---

## Fruchtanatomische Untersuchungen an Lithospermeae (Boraginaceae)

JOHANN SEIBERT

mit 72 Abbildungen



1978 · J. CRAMER

In der A.R. Gantner Verlag Kommanditgesellschaft

FL-9490 VADUZ



© 1977 A.R. Gantner Verlag K.G., FL-9490 Vaduz  
Printed in Germany  
by Strauss & Cramer GmbH, 6945 Hirschberg II  
ISBN 3-7682-1179-7

## Inhaltsverzeichnis

|                                                                          |     |
|--------------------------------------------------------------------------|-----|
| A) Einleitung                                                            | 1   |
| I) Problemstellung                                                       | 1   |
| II) Arbeitsmethoden                                                      | 6   |
| III) Material                                                            | 9   |
| B) Hauptteil                                                             | 14  |
| I) Verwendete Merkmale                                                   | 14  |
| II) Fruchtwand- und Samenschalenentwicklung                              | 17  |
| III) Chemie                                                              | 24  |
| IV) Darstellung der Tribusgrundtypen                                     | 27  |
| V) Spezielle Untersuchungen der einzelnen Gattungen                      | 37  |
| 1) Die kosmopolitische Gattung Lithospermum als<br>typische Lithospermee | 37  |
| 2) Typische altweltliche Lithospermeae                                   | 42  |
| 3) Typische neuweltliche Lithospermeae                                   | 101 |
| 4) Kritische Lithospermeae                                               | 108 |
| VI) Diskussion der Ergebnisse                                            | 189 |
| C) Zusammenfassung                                                       | 199 |
| D) Literaturverzeichnis                                                  | 201 |



## A. Einleitung

### I. Problemstellung

So klar die Unterfamilien der Boraginaceae gegeneinander abgegrenzt sind, so problematisch stellt sich nach wie vor die Gliederung der gattungsreichen Boraginoideae in die einzelnen Tribus und die Abgrenzung dieser Tribus gegeneinander dar. Die als klassisch zu bezeichnende Einteilung in Cynoglosseae, Eritrichieae, Anchuseae und Lithospermeae zeigten als erste Bentham & Hooker (1873) in ihren *Genera Plantarum* auf. Die verwendeten Gliederungsmerkmale, Griffelpolster und Areole, legte auch Gürke (1897) seinem Tribusschema zugrunde. Er trennte lediglich noch die Echieae mit ihren zygomorphen Blüten ab. Johnston (1924 a,b) versuchte die durch die bisherige Verwendung von lediglich zwei Merkmalen entstandene, etwas künstliche Einteilung der Boraginoideae durch Heranziehung weiterer Kriterien in eine natürlichere Gliederung zu bringen. Die von Bentham & Hooker vorgeschlagenen vier Tribus blieben bestehen, Gürkes Echieae wurden wieder den Lithospermeae zugeordnet, einige Gattungen umgestellt. Von den neueren Autoren sind weiters Popov (1953) und Riedl (1967, 1968) zu erwähnen, die durch Schaffung einer Reihe von Tribus und Subtribus die Unterfamilie der Boraginoideae stärker unterteilen als frühere Bearbeiter.

Vor allem im Bereich der Lithospermeae und Eritrichieae gab es immer wieder Schwierigkeiten bezüglich Gattungszuordnung und Tribusabgrenzung. Während Brand (1931) in seiner Bearbeitung der Cryptanthaeae (Eritrichieae) die Art der Klausenanheftung (seitlich oder grundständig) als entscheidendes Merkmal ansah, legte Johnston (1924 b) die Beschaffenheit der Narbe der Trennung von Lithospermeae und Eritrichieae zugrunde. Seine neueren Publikationen (1952, 1953 a, 1953 b, 1954 a, 1954 b), in denen er sich besonders intensiv mit den Lithospermeae und daraus ausgewählten Gattungen beschäftigte, ergaben schließlich eine Tribus Lithospermeae mit insgesamt 23 Gattungen.

Tab. 1 gibt, bezugnehmend auf die oben erwähnten Autoren, eine Übersicht der entsprechend ihrer immer wieder geänderten Tribuszugehörigkeit als zweifelhaft einzuordnenden Gattungen und bringt die dadurch aufgeworfenen Probleme, vor allem im Bereich der Lithospermeae und Eritrichieae, deutlich zum Ausdruck. Zum besseren Verständnis dieser Aufstellung sei folgendes bemerkt:

Um die von Johnston in den einzelnen Arbeiten angesprochenen zweifelhaften Gattungen und seine daraus resultierenden Umstellungen übersichtlich, tabellarisch erfassen zu können, wurden den wichtigsten Publikationen entsprechend mehrere Spalten eingerichtet. Rubrik 1954 b stellt dabei die letzte, die gesamte Tribus Lithospermeae umfassende Veröffentlichung dar, basierend auf den Arbeiten von 1953 b und 1954 a. Die Gattung Zwackhia wurde von Dörfler (1903) in Halacsya umbenannt. Johnston trennte Mairetis, Moltkiopsis und Neatostema (1953 a) sowie Lithodora (1953 b) von Lithospermum als eigenständige Gattungen ab und stellte Megacaryon (1953 b) zu Echium. Gattungen, die übereinstimmend den Lithospermeae zugeordnet, oder als selbständige Gattungen abgetrennt, jedoch in der gleichen Tribus belassen wurden, fehlen in der Tabelle und sind nachfolgend aufgeführt:

Ancistrocarya, Arnebia (incl. Macrotomia), Buglossoides, Cystistemon, Choriantha, Decalepidanthus, Echioides (Aipyanthus), Lasiarrhenum, Lithospermum, Macromeria, Maharanga, Moltkia, Nomosa, Onosma, Onosmodium, Perittostema, Podonosma, Psilolaemus, Stenosolenium, Vaupelia.

Wurden bisher zur Tribusgliederung ausschließlich morphologische Merkmale verwendet, so soll der Zweck dieser Arbeit darin liegen, in Verbindung mit diesen fruchtanatomischen Ergebnisse zu erarbeiten, die darüber Aufklärung verschaffen, in welchem Umfang die Tribus der Lithospermeae als zusammengehörende systematische Einheit aufrecht erhalten und wie sie gegenüber den anderen Tribus abgegrenzt werden kann. Dazu wird in der vorliegenden Arbeit die Fruchtanatomie der Boraginoideae im allgemeinen und der Lithospermeae im besonderen beschrieben.

|                | Bentham &<br>Hooker<br>1873 | Gürke<br>1897 | Johnston |         | Johnston |         | Popov<br>1953 | Riedl<br>1967/68 |
|----------------|-----------------------------|---------------|----------|---------|----------|---------|---------------|------------------|
|                |                             |               | 1924 a   | 1924 b  | 1953 a   | 1954 b  |               |                  |
| Alkanna        | Anch.                       | Anch.         | -        | Lith.   | -        | Lith.   | Lith.         | Lith.            |
| Antiphytum     | Lith.                       | Lith.         | Lith.    | -       | -        | Eritr.  | -             | Trig.            |
| Bothriospermum | Eritr.                      | Eritr.        | -        | Cynogl. | -        | Cynogl. | Lith.         | Trig.            |
| Cerinthe       | Lith.                       | Lith.         | Eritr.   | Lith.   | -        | Lith.   | Cerinth.      | Lith.            |
| Echiochilon    | Eritr.                      | Echieae       | -        | Lith.   | -        | Eritr.  | -             | Eritr.           |
| Echium         | Lith.                       | Echieae       | Lith.    | Lith.   | -        | Lith.   | Echieae       | Lith.            |
| Halacsya       | -                           | -             | -        | -       | -        | Lith.   | -             | -                |
| Lobostemon     | Lith.                       | Echieae       | -        | -       | -        | Lith.   | -             | -                |
| Lithodora      | -                           | -             | -        | Anch.   | -        | Lith.   | -             | -                |
| Mairetis       | -                           | -             | -        | -       | Lith.    | Eritr.  | -             | Trig.            |
| Megacaryon     | Lith.                       | Echieae       | -        | Lith.   | -        | -       | -             | -                |
| Mertensia      | Lith.                       | Lith.         | Eritr.   | Eritr.  | -        | Eritr.  | Lith.         | Trig.            |
| Moltkiopsis    | -                           | -             | -        | -       | Lith.    | Eritr.  | -             | Trig.            |
| Moritzia       | Lith.                       | Lith.         | Lith.    | Eritr.  | -        | Eritr.  | -             | Trig.            |
| Myosotis       | Lith.                       | Lith.         | Eritr.   | -       | -        | Eritr.  | Myosot.       | Trig.            |
| Neatosstema    | -                           | -             | -        | Eritr.  | -        | Eritr.  | -             | Trig.            |
| Sericostoma    | Lith.                       | Lith.         | -        | Lith.   | Lith.    | Eritr.  | -             | Trig.            |
| Thaumatocaryon | -                           | -             | Lith.    | -       | -        | Eritr.  | -             | Trig.            |
| Trigonotis     | Lith.                       | Lith.         | Eritr.   | Eritr.  | -        | Eritr.  | Lith.         | Trig.            |
| Zwackhia       | Lith.                       | Echieae       | -        | Lith.   | -        | -       | -             | Trig.            |

Tab. 1 In der Tribuszuordnung zweifelhafte Gattungen der Boraginoideae, besonders im Bereich der Lithospermeae und Eritrichieae.

Die Lithospermeae werden als primäres Arbeitsgebiet ausgewählt, da sich hier, wie oben gezeigt, bezüglich der Gattungs-  
zuordnung die meisten Schwierigkeiten und Diskrepanzen er-  
geben.

Sucht man innerhalb der Boraginaceae nach karpologischen Be-  
funden, so wird man eine Fülle von Informationen über die  
äußere Gestalt der vielfältigen Klausenformen, aber nur sehr  
mühevoll und spärlich Daten der Fruchtanatomie finden. Ein-  
ige Arbeiten, vgl. Bayer de Krämer (1970), Berman (1926),  
Barbier & Mathez (1973), Chatin (1874), können nicht darüber  
hinwegtäuschen, daß man in der Systematik bisher einen weiten  
Bogen um die alles andere als leicht zu bearbeitenden, wegen  
ihrer Härte teilweise "berüchtigten" Klausenfrüchte machte.

Die Fruchtanatomie als Merkmalskomplex darf aber auch hier  
lediglich als Einzeldisziplin systematischen Arbeitens gese-  
hen und dementsprechend nicht überbewertet werden. Erst im  
Vergleich mit anderen Daten, seien sie nun morphologischer,  
palynologischer, karyologischer oder chemischer Art, kann  
versucht werden, etwas mehr Licht in die immer noch nicht  
befriedigend dargestellte Gliederung der Boraginoideae zu  
bringen. Die karpologische Untersuchung der Lithospermeae  
s.l. soll hierzu ein erster anregender Schritt sein, dem eine  
analoge Bearbeitung der anderen Tribus nachfolgen möge.

Herzlich bedanken möchte ich mich bei meinem verehrten Lehrer  
Herrn Professor Dr. H. Merxmüller für seine stete Hilfe und  
seine wertvollen Anregungen, ebenso bei Herrn Professor Dr.  
J. Grau, der mir bei der Ausführung der Arbeit mit zahlrei-  
chen Hinweisen und Ratschlägen sehr behilflich war.

Vorliegende Arbeit stützt sich vor allem auf Material der  
Botanischen Staatssammlung München (M). Einzelne Materialien  
verdanke ich dem Conservatoire et Jardin Botaniques Genève  
(G), dem Botanični inštitut Univerzav Ljubljana (LJU), der  
Divisão de Botânica do Museu Nacional Rio de Janeiro (R),  
dem Naturhistorischen Museum Wien (W) und dem Botanischen

Museum der Universität Wien (WU). Den Leitern bzw. Konservatoren dieser Institutionen sei hierfür verbindlichst gedankt.

## II. Arbeitsmethoden

Auf die innere Struktur der Boraginaceen-Klausenfrüchte wurde bisher sehr selten Bezug genommen. Dies ist umso verständlicher, als es sich um teilweise äußerst harte und spröde Fruchtwände handelt, deren mikroskopische Untersuchung große Schwierigkeiten bereitet.

Die zumeist von Herbarmaterial stammenden, teilweise sehr alten Früchte wurden vor dem Schneiden ca. zwei Minuten in Leitungswasser aufgekocht. Nach diesem Quellungsprozeß wurde das Untersuchungsobjekt auf dem Gefriermikrotom der Firma Leitz mit einem Leitz-Kryomat eingefroren. Bei einer Eistemperatur von  $-15^{\circ}$  C konnten nun mit dem gekühlten Messer 15  $\mu$ , falls erforderlich 10  $\mu$  dicke Schnitte senkrecht zur Samenlängsachse angefertigt werden. Als sehr wichtig zeigte sich auch die Schnittführung durch die Anheftstelle parallel zur Samenlängsachse. Die erhaltenen, mit einer feinen Nadel vom Messer abgenommenen Schnitte wurden nun auf einen dünn mit Haupts Adhaesivum (Gerlach 1969) bestrichenen Objektträger gelegt, mit einer Chloralhydrat/HCl-Lösung (160,0 g Chloralhydrat, 100,0 ml Wasser, 50,0 ml Glyzerin) behandelt und nach Auflösung der Zellinkrustierungen in Glyzeringelatine eingebettet. Mit einem Wasserpräparat wurde zusätzlich die Carbonat-Einlagerungsgrenze im Bereich der Fruchtwand ermittelt.

Diese sehr häufig auftretende, in einem späteren Kapitel noch genauer zu besprechende Calciumcarbonat-Einlagerung stellt ein zusätzliches, schwieriges Problem in der Anfertigung von Schnittpräparaten dar. Zum ersten sind bei unbehandelten Schnitten im Bereich der Inkrustierung keinerlei Zellstrukturen erkennbar, zum zweiten wird die Fruchtwand mit Zunahme der eingelagerten Carbonatmenge immer spröder und brüchiger. Schnitte von Früchten mit nahezu vollständiger Carbonat-Inkrustierung des Perikarps "zerbröseln" nach dem Auftauen vollständig und sind für weitere Untersuchungen unbrauchbar. Dies kann verhindert werden, indem derartige Klausen vor dem Schneiden halbiert und, je nach Stärke der Einlagerung, ca. 8 Stunden in

Chloralhydrat/HCl-Lösung gelegt werden. Behandelt man die Früchte mit einer zu starken Mineralsäure, um den Auflösungsprozess des Carbonats zu beschleunigen, so bewirkt die zu heftige  $\text{CO}_2$  - Reaktion fast immer ein Zerreißen der Zellwände. Nach dem Auswaschen mit Leitungswasser wird nun wie oben mit dem Gefriermikrotom geschnitten.

Gewöhnlich wurden die in Glyzeringelatine eingebetteten Schnitte in ungefärbtem Zustand untersucht. Zur besseren Darstellung einzelner Schichten erwiesen sich folgende Färbungen als äußerst nützlich:

1. Sudan III (Gerlach p. 266) mindestens 3 Stunden - kurzes Auswaschen in 50 %iger Aethanol-Methylgrünlösung (Methylgrün 1 g, dest. Wasser 100 g, Aethanol 96 % 25 g) 5 Minuten, kurzes Auswaschen in 30 %igem Aethanol - Einbetten in Glyzeringelatine.
2. Safranin (Gerlach p. 133) mindestens 4 Stunden - kurzes Auswaschen in 50 %igem Aethanol - Fast Green (Gerlach p. 135) 2 - 3 Minuten - kurzes Auswaschen in 95 %igem Isopropanol - Einbetten in Entellan.

Die sehr dünne Samenschale wurde aus den mit einer Rasierklinge halbierten Früchten freipräpariert und anschließend mit dem Gefriermikrotom separat geschnitten. Auch diese Schnitte wurden sämtlich, hier lediglich zur Aufhellung, mit Chloralhydrat/HCl-Reagens behandelt und wie oben gefärbt.

Für die embryologischen Untersuchungen diente zur Fixierung des Frischmaterials (24 Stunden) ein Aethanol-Formalin-Eisessig-Gemisch (AFE) nach Gerlach (p. 35). Das fixierte Material wurde nacheinander mit folgenden Flüssigkeiten versetzt:

- 70 %igem Aethanol ca. 2 Stunden (zweimal wechseln) -
- 96 %igem Aethanol ca. 1 Stunde (einmal wechseln) -
- 96 %igem Isopropanol ca. 20 Minuten - Xylol ca. 10 Stunden - flüssiges Paraffin ca. 24 Stunden (mehrmals wechseln) - Einbetten in Paraffin.

Die mit einem Schlittenmikrotom angefertigten Schnittserien wurden anschließend mit folgenden Färbereihen behandelt:

1. Xylol 1 (bis Paraffin gelöst) ca. 5 - 10 Minuten -  
Xylol 2 1 Minute - "Isoxylol" (Isopropanol 96 % +  
Xylol, Mischungsverhältnis 1:1) 1 Minute - Isoprop-  
anol 1 (96 %) 1 Minute - Isopropanol 2 (96 %) 1 Minute -  
anschließend Sudan III-Färbung wie oben.
2. Xylol 1 (bis Paraffin gelöst) ca. 5 - 10 Minuten -  
Xylol 2 1 Minute - "Isoxylol" 1 Minute - Isopropanol 1  
(96 %) 1 Minute - Isopropanol 2 (96 %) 1 Minute - Aethanol  
96 % 2 Minuten - Aethanol 70 % 2 Minuten - anschließend  
Safraninfärbung wie oben.

Als technische Hilfsmittel dienten zur Untersuchung ein Zeiss-Forschungsmikroskop (50 - 2000 x) mit Phasenkontrasteinrichtung. Die Zeichnungen wurden unter Zuhilfenahme eines Zeiss-Zeichenapparates von mir selbst angefertigt. Bei den angegebenen Meßwerten handelt es sich meistens um Durchschnittswerte mehrerer Messungen an verschiedenen Früchten. Die oft ziemlich variierenden Daten sind nicht als absolute, sondern lediglich als zum Vergleich dienende Verhältniswerte aufzufassen. Quellartefakte durch die Chloralhydrat/HCl-Lösung, besonders auffällig im Bereich der Samenschale, sind hier bedeutungslos, da alle Objekte der gleichen Behandlung unterzogen wurden.

Für die morphologischen Untersuchungen diente ein Olympus Binokular (7 - 40 x). Zur zeichnerischen Darstellung der Früchte wurde ein Wild-Binokular (5 - 80 x) mit Zeichenapparat verwendet.

Die Fotografien zur Embryologie entstanden mit einer auf dem Fototubus aufgesetzten Zeiss C 35-Kamera und einem Kodak-Film (Panatomix X).

### III. Material

Das untersuchte Herbarmaterial wird nachfolgend in alphabetischer Reihenfolge aufgeführt. Hierbei folgt auf den Artnamen der Sammler, wenn vorhanden mit Sammel- oder Exsikkatnummer, anschließend die Botanische Einrichtung, abgekürzt nach Holmgren & Keuken (1974, Index Herbariorum). Teilweise wurden Früchte aus Botanischen Gärten verwendet. Entsprechende Angaben finden sich auch hier in der anschließenden Zusammenstellung.

*Alkanna calliensis* Heldr., leg. De Heldreich s.n. (M).

*A. graeca* Boiss. & Spruner ssp. *baeotica* (DC.) Nyman, leg. Rechinger 17039 (M).

*A. orientalis* Boiss., leg. Manissadjian s.n. (M).

*A. primuliflora* Gris., leg. Stribrny s.n. (M).

*A. tinctoria* (L.) Tausch, leg. Merxmüller & Lippert 25217 (M).

*A. stribrnyi* Vel., leg. Stribrny s.n. (M).

*Amblynotopsis linifolia* (Mart. & Gal.) Brand, leg. Pringle s.n. (G).

*Amsinckia intermedia* F. & M., leg. Moran 3332, ex hort. Univ. Calif. K - 149.

*Ancistrocarya japonica* Maxim., leg. Amaki-san. s.n. (WU).

*Antiphytum stoechadifolium* (Cham.) DC., leg. Sellow s.n. (W).

dto., leg. Sellow s.n. (W).

dto., leg. Sellow s.n. (G).

*Arnebia benthamii* (Wall. ex G. Don) I. M. Johnston Herb. Falconer (M).

*A. decumbens* (Vent.) Coss. & Kral., leg. Podlech 12265 (M).

dto., Rechinger 33827 (M).

dto., Roessler 4817 (M).

dto., Roessler 4975 (M).

*A. densiflora* Ledeb. ex Nordmann, leg. Sintenis 1193 (M).

*A. euchroma* (Royle) I.M. Johnston ssp. *euchroma* Riedl, leg. Rechinger 17825 (M).

*Arnebia fimbriopetala* Stocks, leg. Rechinger 27871 (M).

*A. griffithii* Boiss., leg. Rechinger 30263 (M).

*A. guttata* Bunge, leg. Paffen 197 (M).

*A. nobilis* Rech. f., leg. Rechinger 17570 (M).

*A. tetrastigma* Forsk., leg. Schweinfurth s.n. (M).

dto., leg. Fischer s.n. (M).

*Bothriospermum tenellum* (Hornem.) Fisch. & Mey., leg.

Degener 12286 (M).

*Buglossoides arvensis* (L.) I.M. Johnston ssp. *gasparrinii*

(Heldr. ex Guss.) R. Fernandes, leg. Botteri s.n. (W).

dto., leg. Hohenacker s.n. (W).

*B. arvensis* (L.) I.M. Johnston ssp. *arvensis*, leg. Marschner s.n. (M).

dto., leg. Schauer s.n. (M).

dto., leg. Hertel 6566 (M).

dto., Herbar Zuccarini (M).

*B. calabra* (Ten.) I.M. Johnston, leg. Merxmüller & Grau 20627 (M).

*B. gastonii* (Benth.) I.M. Johnston, leg. Bordère s.n. (W).

*B. purpureocaerulea* (L.) I.M. Johnston, leg. Kraenzle s.n. (M).

*B. tenuiflora* (L.f.) I.M. Johnston, coll. Reichenbach fil. (W).

dto., ex hort Monac, Herbar Zuccarini (M).

dto., leg. Zohary & Amdursky 160 (M).

dto., leg. Chesney s.n. (M).

dto., ex horto Parisii, Herbar Schreber (M).

*B. zollingeri* (A.DC.) I.M. Johnston, leg. Tomita-nura, Shinsu s.n. (WU).

*Cerinthe glabra* Mill. ssp. *glabra*, leg. Freiberg s.n. (M).

dto., leg. Felix s.n. (M).

dto. leg. Holler s.n. (M).

*C. major* L. var. *purpurascens* Boiss., leg. Merxmüller & Lippert 23317 (M).

*Cynoglossum officinale* L., leg. Merxmüller 13968 (M).

- Echiochilon fruticosum* Desf., leg. Benl 2 (M).  
dto., leg. Zednik s.n. (W).  
*E. fruticosum* Desf. var. *sieberi* I. M. Johnston, leg. Letowcreux  
279 (W).  
*E. kotschyi* (Boiss.) I. M. Johnston, leg. Kotschy 15 a (W).  
dto., leg. Kotschy 15 (W).  
*E. lithospermoides* (S. Moore) I. M. Johnston, leg. Cufodontis  
479 (W).  
dto., leg. Gillet 14191 (W).  
  
*Echioides longiflorum* (C. Koch) I. M. Johnston, Bot. Garten (M).  
dto., leg. Rechinger 6503 (M).  
dto., leg. Becker 74 (M).  
  
*Echium italicum* L., leg. Merxmüller & Grau 20411 (M).  
dto., Bot. Garten Coimbra, Portugal.  
dto., Vollmar s.n. (M).  
*E. lusitanicum* L., Bot. Garten Coimbra, Portugal.  
*E. orientale* L., leg. Sintensis 4159 (M).  
*E. plantagineum* L., leg. Buttler 18322 (M).  
*E. rolusatum* Lange, Bot. Garten Coimbra, Portugal.  
*E. russicum* J.G. Gmelin, leg. Oksjuk 2125 (M).  
*E. tuberculatum* Hoffm. & Link, Bot. Garten Coimbra, Portugal.  
  
*Halacsya sendtneri* (Boiss.) Dörfler, leg. Mayer s.n. (LJU).  
dto., leg. Ritter s.n. (LJU).  
  
*Havilandia borneensis* Stapf, leg. Clemens 27086 (M).  
  
*Lasiarrhenum strigosum* (HBK) I. M. Johnston, leg. Therese v.  
Bayern s.n. (M).  
  
*Lithodora diffusa* (Lag.) I. M. Johnston ssp. *diffusa*, leg.  
Mayer s.n. (M).  
dto., leg. Ménager s.n. (W).  
dto., leg. Ciébault s.n. (W).  
dto., leg. Bayonne s.n. (W).  
dto., leg. Endreß s.n. (W).

*Lithodora diffusa* (Lag.) I. M. Johnston ssp. *lusitanica* (Samp.)  
P. Silva & Rozeira, leg. P. Silva & Teles 7929 (M).

*L. fruticosa* (L.) Griseb., leg. St. Lager s.n. (W).  
dto., leg. Huter 733 (W).

*L. hispidula* (Sibth. & Sm.) Griseb., leg. Huber 14026 (M).

*L. oleifolia* (Lapeyr.) Griseb., leg. Endreß s.n. (W).  
dto., leg. Boargeau s.n. (W).

*L. rosmarinifolia* (Ten.) I. M. Johnston, leg. Kralik s.n. (W).  
dto. Hukel s.n. (W).

dto., Merxmüller & Gleisner 25635 (M).

*L. zahnii* (Heldr.) I. M. Johnston, Bot. Garten (M).

*Lithospermum cinereum* DC., leg. Volk 11309 (M).  
dto., leg. Seydel 2726 (M).

*L. distichum* Ort., leg. Pringle 6416 (M).

*L. officinale* L., leg. Lippert & Sellmair 7537/1 (M).  
dto., leg. Weisenbeck s.n. (M).

dto., leg. Mayer, Fl. exsiccata Bav. 1474 (M).

dto., leg. Ross s.n. (M).

dto., Dichtel s.n. (M).

*Lobostemon fruticosus* Buek., leg. Ecklon s.n. (W).

*L. glaucophyllus* Buek., leg. Meebold 12795 (M).

*L. montanus* Buek., (W Nr. 299392).

*L. latidolius* Buek. (= *Echiostachys spicatus* Levyns), leg.  
Strey 242 (M).

*Macromeria viridiflora* DC. var. *thurberi* (Gray) I. M. Johnston,  
leg. Rusby 292 (M).

*Mairetis microsperma* (Boiss.) I. M. Johnston, leg. Merxmüller  
& Oberwinkler 22372 (M).

*Megastoma pusillum* Coss. & Dur., leg. Chevallier 455 (M).

*Mertensia sibirica* (L.) G. Don., Bot. Garten (M).

*Moltkia aurea* Boiss., leg. Bourgeau s.n. (WU).

dto., leg. Balansa 1319 (WU).

*M. caerulea* (Willd.) Lehm., leg. Bourgeau 197 (WU).

- Moltkia doerfleri* Wettst., leg. Dörfler 848 (M).  
dto., leg. Dörfler 848 (W).  
dto., leg. Dörfler s.n. (W).  
*M. petraea* (Tratt.) Griseb., leg. Baldacci 38 (W).  
dto., leg. Adamovic s.n. (WU).  
*M. suffruticosa* (L.) Brand in Koch, leg. Rossetti s.n. (W).  
*Moltkiopsis ciliata* (Forsk.) I. M. Johnston, leg. Sieber s.n.  
(M).  
dto., Olivier s.n. (M).  
dto., Haussknecht s.n. (W).  
*Myosotis scorpioides* L., leg. Lippert s.n. 6.1961 (M).  
dto., Bot. Garten (M).  
*Neatostema apulum* (L.) I. M. Johnston, leg. Podlech & Lippert  
24935 (M).  
dto., leg. Seibert.  
*Nonnea pulla* DC., leg. Renner s.n. (M).  
*Onosmodium occidentale* Mack., leg. Clark 2202 (M).  
*Onosma echioides* L., leg. Merxmüller & Wiedemann 14203 (M).  
*O. frutescens* Lam., leg. Merxmüller & Podlech 30014 (M).  
*Podonosma syriacum* (Labill.) Boiss., leg. Haradjian 3184 (G).  
*Psilolaemus revolutus* (Robins.) I. M. Johnston, leg. Pringle  
3802 (M).  
*Sericostoma pauciflorum* Stocks, leg. Rechinger 28515 (M).  
*Stenosolenium saxatile* (Pallas) Turcz., leg. Liou 1506 (M).  
dto., leg. Wawra 1004 (W).  
*Thaumatocaryon dasyanthum* (Cham.) I. M. Johnston, leg. Santos  
3657 (R).  
*Th. sellowianum* (Cham.) I. M. Johnston, leg. Dusen 11091 (G).  
*Th. tetraquetrum* (Cham.) I. M. Johnston, leg. K. Fiebrig 5885 (G).  
*Trigonotis brevipes* (Maxim.) Maxim., leg. Merxmüller s.n.  
*Waupelia heliocharis* (S. Moore) Brand, leg. Baley 10374 (G).

## B. Hauptteil

### I. Verwendete Merkmale

In den nachfolgenden Untersuchungen der einzelnen Gattungen und Arten werden Morphologie und Anatomie der Klauen beschrieben und meist auch zeichnerisch dargestellt.

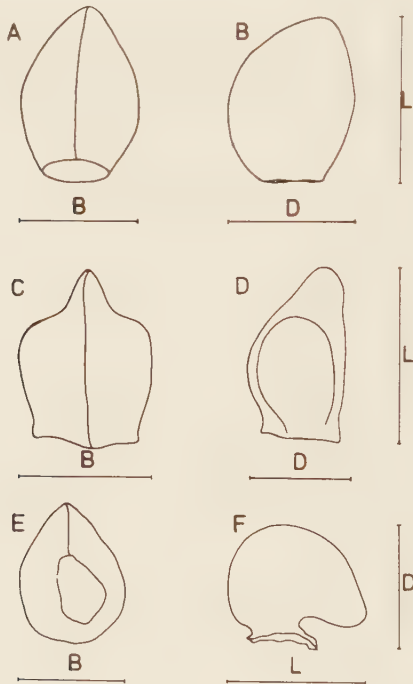


Abb. 1 - Grundtypen der Lithospermeenklauen. - A. Kugelform, Bauchansicht. - B. Kugelform, Seitenansicht. - C. Höckerform, Bauchansicht. - D. Höckerform, Seitenansicht. - E. Gebogene Form, Bauchansicht. - F. Gebogene Form, Seitenansicht.

Die Angaben zur Morphologie beziehen sich in erster Linie auf Form, Oberfläche, Areolenausbildung und Ausgestaltung der Gynobasis. Bei den angegebenen Meßdaten handelt es sich meistens

um Durchschnittswerte. In Anbetracht des teilweise nur spärlich vorliegenden Materials ließ es sich oft nicht vermeiden lediglich Einzelwerte anzugeben.

Abbildung 1 definiert anhand der häufigsten Klausenformen die Begriffe Länge (L), Breite (B) und Dicke (D). Zur Vereinfachung und Vereinheitlichung wird die jeweilige Art der Befestigung (basal, lateral, apikal) nicht berücksichtigt. Die Angabe der Länge bezieht sich demnach immer auf das Ausmaß der durch die Klausenspitze legbaren längsten Achse (besonders wichtig bei gebogenen Früchten). Die Breite erfaßt den Durchmesser von Bauch und Rücken, die Dicke den der Seitenansicht. Der Begriff Bauch definiert die dem Griffel zugewandte, innenliegende Seite, der Begriff Rücken entsprechend die dem Griffel abgewandte außenliegende Seite.

Die drei wichtigsten morphologischen Grundtypen der Lithospermeenklusen sind in Abbildung 1 dargestellt. Zwischen der Kugel- oder Eiform, Höckerform und gebogenen Form gibt es zahlreiche Übergänge.

Die anatomischen Untersuchungen der Boraginoideae ergeben insgesamt betrachtet eine Aufteilung der Fruchtwand in vier (Fruchtwandschicht 1, 2, 3, 4), eine Aufteilung der Samenschale in zwei charakteristische (Samenschalenschicht 1, 2) Schichten. Zur weiteren Darstellung werden dafür folgende Bezeichnungen verwendet: F 1 Epidermis, F 2 Sklerenchymschicht, F 3 Fruchtwandparenchym, F 4 dünnwandiges, nach innen meist zerrissenes, seltener mit einer einzellreihigen U-Zellenschicht begrenztes Fruchtwandparenchym, S 1 Samenschalenparenchym, S 2 Endosperm.

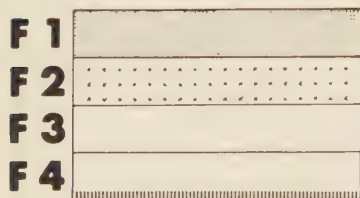


Abb. 2 - Aufbau der Boraginoideen-Fruchtwand. Schematisch.

In den halbschematischen Übersichtsdarstellungen sind die in der Beschreibung aufgeführten Zellschichten nach Abb. 2 gekennzeichnet. Wegen ihrer Einheitlichkeit im ganzen Bereich der Boraginoideae wurde auf die halbschematische Zeichnung der sehr dünnen, bei vollständiger Ausreifung des Samens der Fruchtwand enganliegenden Samenschale verzichtet.

Die Beschreibung der einzelnen Fruchtwand- und Samenschalenschichten erfolgt im nachfolgenden Kapitel und im speziellen Teil der Arbeit.

Jede zur karpologischen Untersuchung herangezogene Art wird zusätzlich auf das Vorhandensein einer Calciumcarbonat-Inkrustierung im Bereich der Fruchtwand überprüft. Innerhalb der speziellen Untersuchungen wird die Stärke der Calciumcarbonat-Reaktion (Ca) in positiv (+), stark positiv (++) und negativ (-) differenziert. Die Stärke dieser Reaktion nimmt begreiflicherweise mit der Anzahl der, von außen nach innen inkrustierten, Zellreihen zu.

Um Unklarheiten zu vermeiden, wird bei halbschematischen Zeichnungen der Bereich der Calciumcarbonat-Einlagerung als schwarzes Band (manchmal nur ausschnittsweise) dargestellt. Zur zeichnerischen Wiedergabe des zellulären Aufbaues von Frucht- und Samenschale werden nur mit Chloralhydrat/HCl-Lösung behandelte, d.h. calciumcarbonatfreie Schnitte verwendet.

## II. Fruchtwand- und Samenschalenentwicklung

Um die einzelnen Schichten der ausgereiften Früchte benennen und zuordnen zu können, erwies es sich als notwendig, die Fruchtwand- und Samenschalen-Entwicklung von *Lithospermum officinale* stellvertretend für alle anderen *Lithospermeae* im engeren und die übrigen *Boraginoideae* im weiteren Sinne genauer zu betrachten. Zieht man die Literatur zu Rate, so findet man für die *Boraginoideae* zahlreiche embryologische Studien, die aber fast ausnahmslos über das Stadium der beginnenden Endosperm Bildung nicht hinausgehen. Die wohl umfangreichste und bedeutendste Arbeit auf diesem Gebiet wurde von Svensson (1925) geliefert. Seine Untersuchungen u.a. auch an *Lithospermum officinale* bis zum frühen Embryo- und Endospermstadium sollen durch meine embryologischen Befunde bis hin zur endgültigen Schichtdifferenzierung erweitert werden. Dies erscheint umso wichtiger, als man sich selbst in der jüngsten Vergangenheit über die Funktion der einzelnen Schichten nicht im Klaren war.

Besonders die Frage nach dem Vorhandensein oder Fehlen von Endosperm nach vollständiger Frucht reife war Anlaß genug, die Entwicklung der meist einzellreihigen, farblosen innersten Schicht der Samenschale abzuklären. Der Behauptung von Netolitzky (1926), im reifen Samen der *Boraginaceae* sei ein Endospermrest vorhanden, steht noch heute die Aussage in Englers Syllabus der Pflanzenfamilien (1964), bei den *Boraginoideae* fehle jegliches Endosperm, gegenüber. Auch Guignard (1893) fand bei *Borago officinale*, ebenso wie Millsaps (1940) bei *Cynoglossum amabile*, im ausgereiften Samen eine einzellreihige Endospermschicht. Chatins (1874) Beobachtung von mehreren Endosperm-Zellagen dürfte, wie Millsaps (1940) bereits feststellte, darauf beruhen, daß nicht vollständig ausgereiftes Material zur Untersuchung verwendet wurde.

Die angefügten Fototafeln geben mit ihren von mir für charakteristisch gehaltenen Stadien einen Abriß der Frucht- und Samenschalen-Entwicklung bei *Lithospermum officinale*. Die Ausführungen von Svensson (1925) bezüglich des Gynoeceumaufbaues können anhand von Fig. 1 vollkommen bestätigt werden.

Der ursprünglich zweifächerige, durch das Entstehen einer falschen Scheidewand vierfächerig gewordene Fruchtknoten enthält in jeder der entstandenen Klausen je eine hemianatrophe oder hemitrophe Samenanlage. Der zwischen den einzelnen Kammern sitzende Griffel, dessen gynobasische Insertion durch die Einfaltung des zweifächerigen Gynoeceums bedingt wird, ist deutlich erkennbar. Die Mikropyle der unitegmischen Samenanlage ist schräg einwärts gegen den Griffel gerichtet. Der hier noch verhältnismäßig kleine Embryosack wird vom bereits zusammenge-drückten, absorbierten, tenuinuzellaten Nuzellus umgeben. Die mit dem Integument nicht verwachsene Fruchtknotenwand läßt sowohl eine äußere als auch innere Epidermis erkennen. Mit Sudanfärbung kann eine Cuticula der Fruchtknoten- und Integumentepidermis nachgewiesen werden. Die meist schwer erkennbare Mikropyle ist in diesem Stadium nur mit Sudan III deutlich erkennbar (Fig. 2). Die anfänglich nahezu kugelrunden Samenanlagen und der Fruchtknoten wachsen nach der Befruchtung beträchtlich in die Länge. Die weitere Ausdifferenzierung vor allem der Gynoeceumwand geht damit einher. Fig. 3 zeigt bereits eine sich durch den großzelligen Aufbau vom übrigen Zellgewebe deutlich abhebende, mehrreihige Schicht. Fig. 4 und 5 geben in der Schichtenausbildung schon fast das endgültige Bild der reifen Frucht wieder. Der deutlich abgesetzten Epidermis (spätere F 1-Schicht) folgt eine aus unregelmäßig geformten Zellen bestehende, mehrreihige, spätere F 2-Schicht, die allmählich in das spätere, Gefäße führende Fruchtwandparenchym (F 3-Schicht) übergeht. Die Leitbündel stellen gleichsam die Grenze zu der sehr großzelligen, im reifen Zustand dünnwandigen, farblosen und meist zerrissenen, hier noch mit der inneren Epidermis abschließenden Schicht (F 4) dar. Die beginnende Sklerenchymatisierung der äußeren Epidermis und der F 2-Schicht ist in Fig. 6 ersichtlich. Die Einbuchtung der Zellen, bedingt durch nach innen erfolgende Zelluloseablagerungen zwischen den Plasmodesmen, läßt die teils "blasige" Zellwandstruktur dieser Schicht entstehen. Die F 3-Schicht kollabiert bei den einzelnen Arten unterschiedlich stark. Fig. 10 stellt einen Querschnitt durch

eine fast vollständig ausgereifte Fruchtwand dar. Die sklerenchymatisierten Epidermiszellen sind bereits mit Calciumcarbonat ausgefüllt. Die Lumina der F 2-Schicht werden als nächste inkrustiert werden. Dem kollabierten, hier noch zellulären Fruchtwandparenchym (F 3) folgt eine großzellige, dünnwandige, hier schon zerrissene Parenchymschicht (F 4) nach.

Die Verhältnisse bezüglich Embryo und Endosperm sind aus Fig. 6 und 7 gut ersichtlich. Der junge Embryo wird von großzelligem, nach Svensson (1925) "zentralem" Endosperm umgeben, das auch Chalazaregion und Dorsalseite auskleidet. Die dem Funiculus zugewandte Ventralseite wird von nährstoffreichen, sich intensiv anfärbenden, nach Svensson (1925) "lateralen" Endospermzellen bedeckt, die "nicht von deutlichen Wänden umgeben sind, sondern sich am ehesten als nackte Zellen bezeichnen lassen" (Svensson 1925). Weitere Zellteilungen bewirken, daß die Embryosackhöhle zwar von Endosperm ringförmig ausgekleidet, aber nie vollständig ausgefüllt wird (Fig. 8 und 9).

Ein Integumenttapetuum wird nicht entwickelt. Der schnell wachsende Embryo füllt nun die Embryosackhöhle aus und verdrängt das Endosperm fast vollständig. Die innersten Zellreihen des die Testa bildenden Integuments, vom Endosperm durch eine mit Sudan III nachweisbare Cuticula getrennt, kollabieren unterschiedlich stark. Die reife Samenschale besteht demnach meist aus einer Epidermis, oft ebenfalls kollabiert, einigen Reihen meist vollständig zusammengedrückter Integumentzellen und einer Reihe Endospermzellen.

Mit der Paraffinmethode sind noch weiter entwickelte Stadien, die auch den letzten Schritt der Entwicklung vom mehrzellreihigen zum einzellreihigen Endosperm und die weitere Inkrustierung zeigen würden, nicht erhältlich, da die beginnende Carbonat-Ablagerung (nicht "Verkieselung", wie Svensson 1925 meint) ein Eindringen von Fixierungsflüssigkeit einerseits und flüssigem Paraffin andererseits verhindert.

Die im speziellen Teil dargelegten Ergebnisse der anatomischen Untersuchung ausgereifter Früchte können nun angesprochen und interpretiert werden. Der für die Lithospermeae charakteristi-

sche vierschichtige Fruchtwandaufbau kann nach obigen Untersuchungen in seiner Entwicklung aufgezeigt werden.

Im Bereich der für alle Tribus gleich aufgebauten Testa wird übereinstimmend mit Guignard (1893) bei *Borago officinale* und Millsaps (1940) bei *Cynoglossum officinale*, das Vorhandensein einer einzellreihigen Endospermschicht nachgewiesen.

Netolitzkys (1926) Angabe über einen Endospermrest in ausgereiften Boraginaceensamen kann demnach bestätigt werden.

Frucht- und Samenschalenentwicklung bei *Lithospermum officinale*. Fotografische Darstellung der wichtigsten Stadien. Bei sämtlichen Präparaten handelt es sich um Fruchtknoten-Längsschnitte.



Fig. 1  
(100 x)

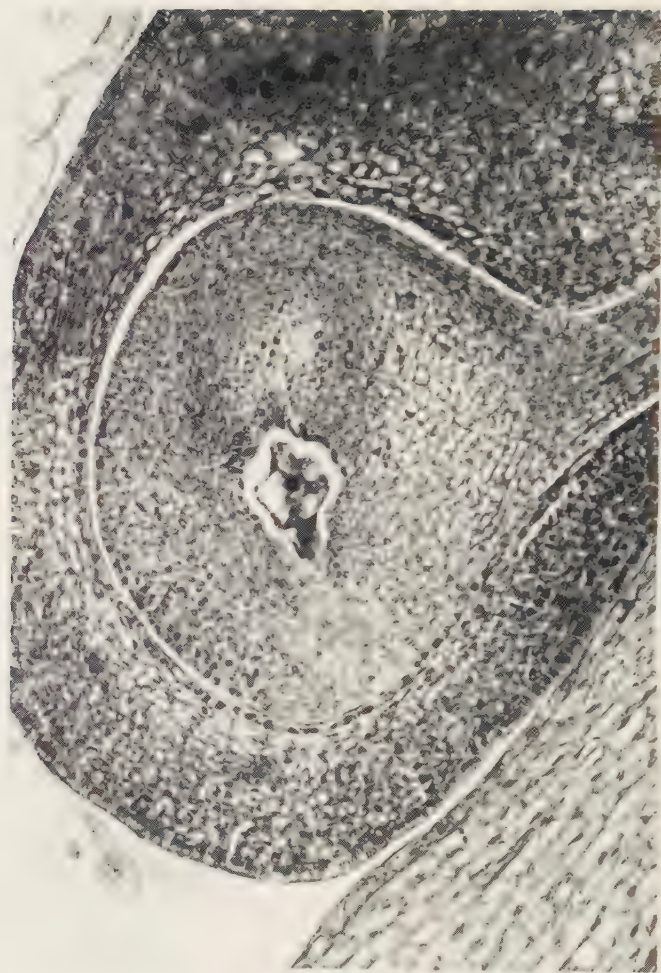


Fig. 2  
(250 x)

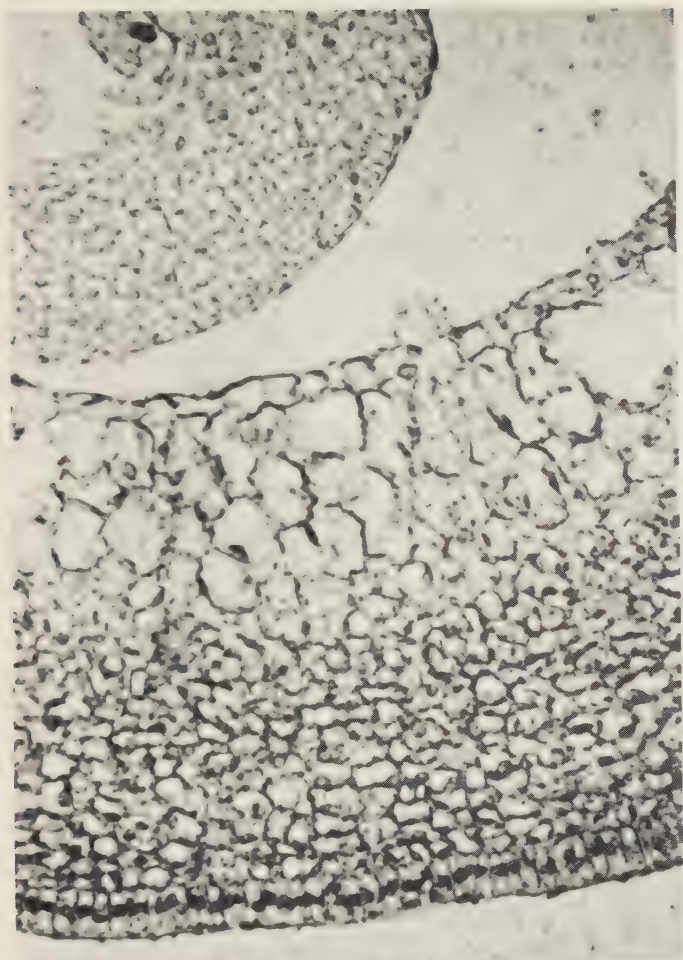


Fig. 3  
(250 x)



Fig. 4  
(100 x)



Fig. 5  
(250 x)

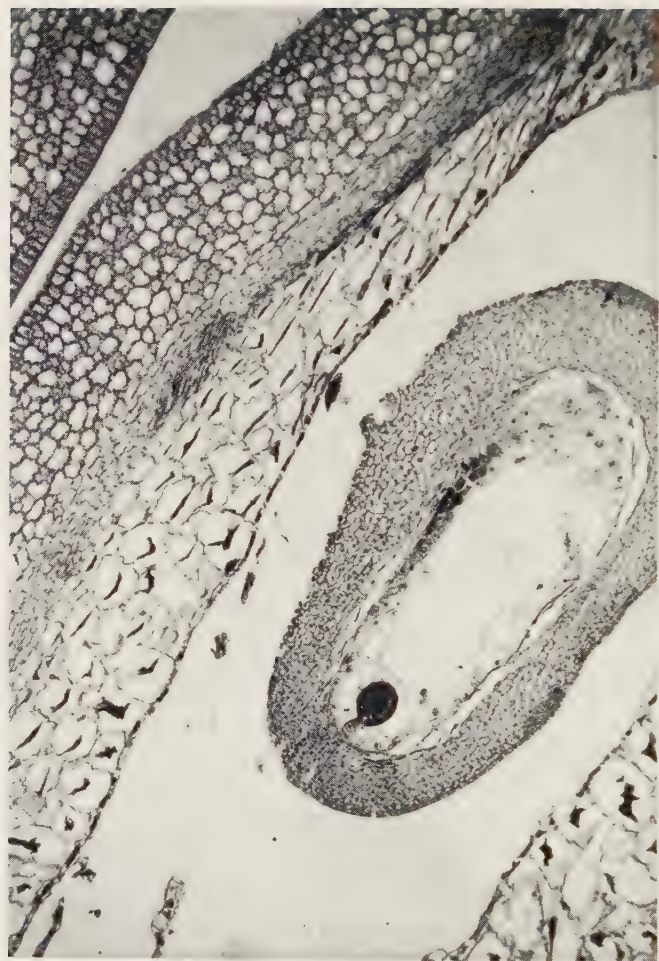


Fig. 6  
(100 x)

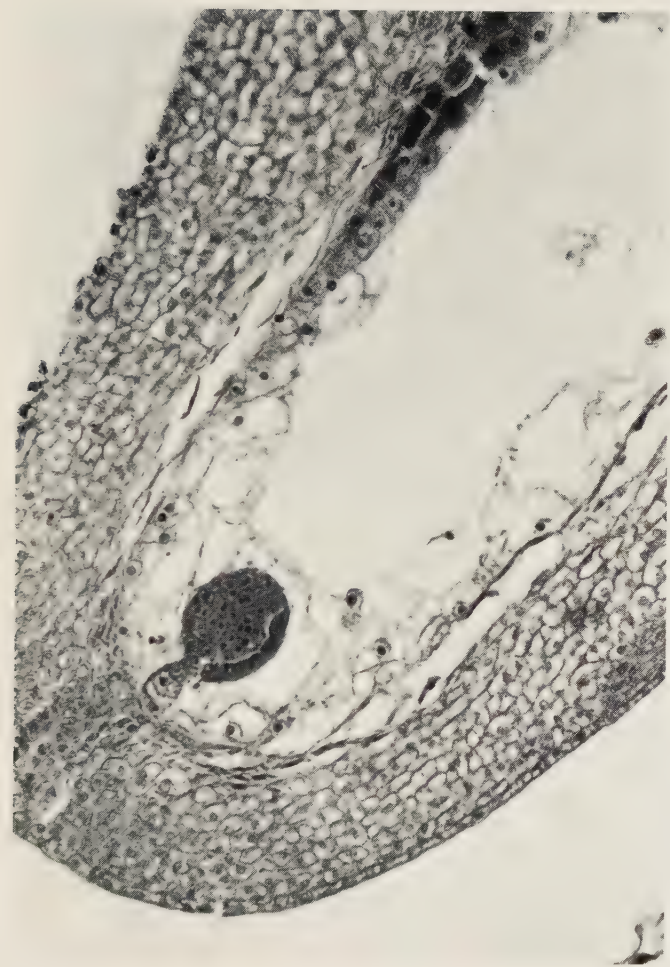


Fig. 7  
(250 x)



Fig. 8  
(100 x)

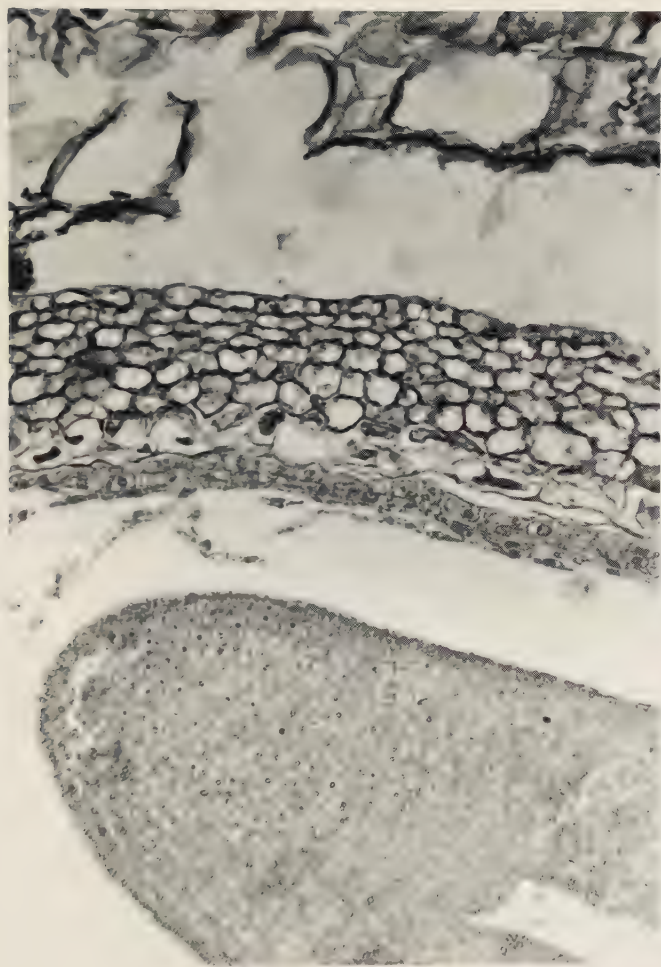


Fig. 9  
(250x)

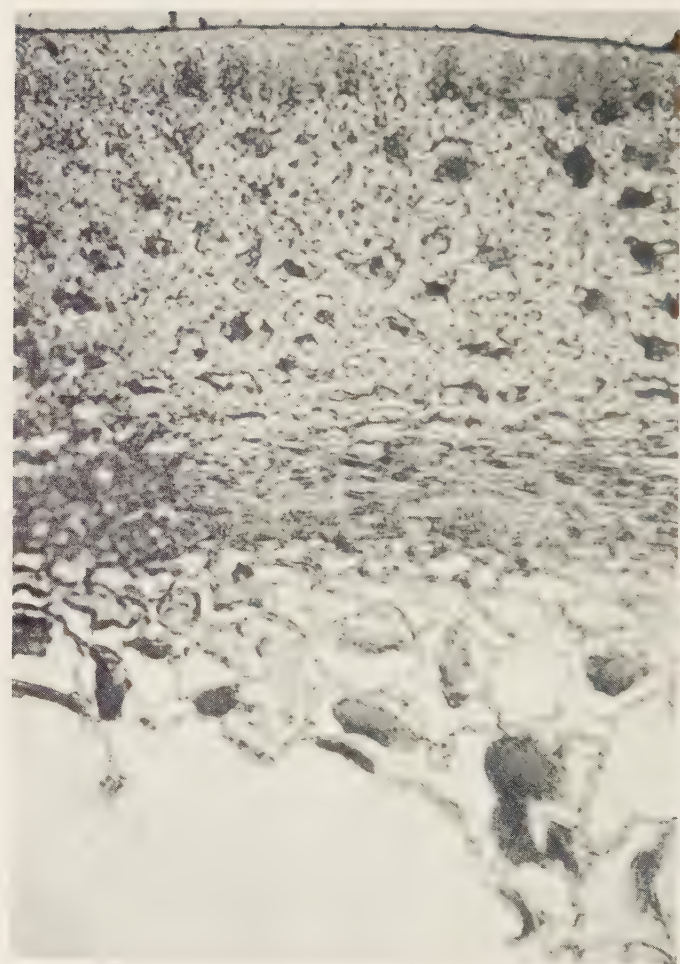


Fig. 10  
(250 x)

### III. Chemie

Vergleicht man die chemotaxonomischen Ausführungen von Hegnauer (1964), so wird deutlich, daß die Boraginaceae arm an spezifischen Inhaltsstoffen sind. Umso erstaunlicher war es, daß sich gerade in der Gruppe der Lithospermeae immer wieder bei unbehandelten Schnittpräparaten eine sich unterschiedlich weit von außen nach innen erstreckende Schicht einer grauen, die Zellumina vollständig ausfüllenden, amorphen Substanz zeigte. Die Früchte von *Lithospermum officinale* dienten auch hier wieder stellvertretend für alle anderen derartig inkru-stierenden Arten als Objekte genauerer chemischer Untersuchungen.

Die naheliegende Vermutung, bei dieser Einlagerung handele es sich um die von Jaretsky und Drimborn (1937/38) gefundene lösliche (8,4 %) oder unlösliche (1,6 %) Kieselsäure, zer-schlug sich sehr schnell, zeigte es sich doch, daß die Inkru-stierungen durch Salzsäurebehandlung, im mikroskopischen Prä-parat deutlich wahrnehmbar, unter Gasblasenentwicklung ver-schwanden. Von den in Frage kommenden Möglichkeiten für eine anorganische Substanz konnte Calciumcarbonat spektroskopisch nachgewiesen werden.

Dazu wurden die von den Samen freipräparierten Früchte pul-verisiert, mit Petroläther zur Entfernung von Ölen und Fet-ten behandelt und anschließend getrocknet. Die eine Hälfte des Pulvers wurde nun mit Salzsäure (10 %) präpariert (2 Stun-den), mit Wasser ausgewaschen und schließlich mit einer klei-nen Probe davon ein IR-Spektrum angefertigt (Abb. 3/1).

Eine quantitativ gleich große Menge der anderen, unbehandelten Hälfte des Pulvers diente zur Aufzeichnung eines zweiten IR-Spektrums (Abb. 3/2).

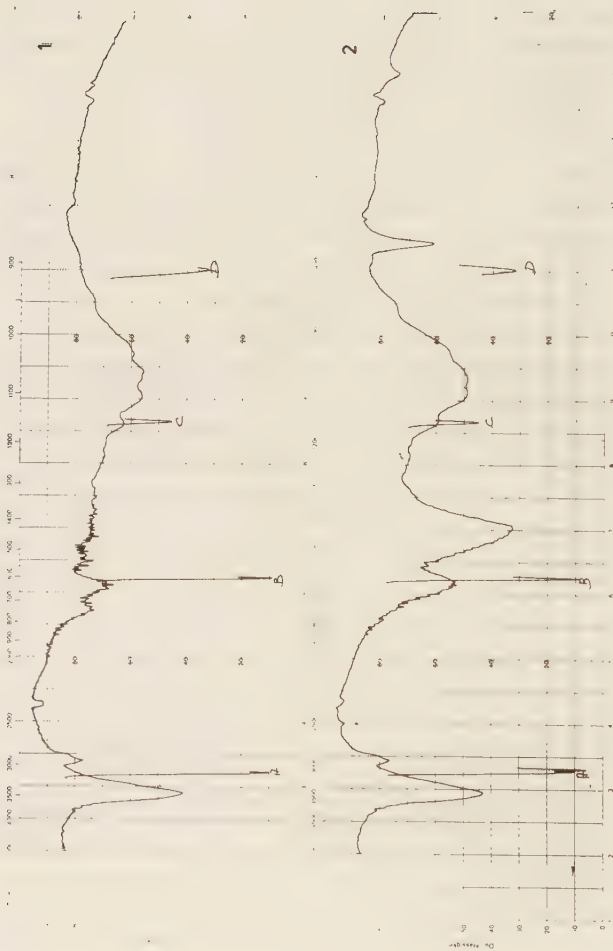


Abb. 3/1 - IR-Spektrum einer säurebehandelten Fruchtprobe von  
Lithospermum officinale.  
Abb. 3/2 - IR-Spektrum einer säureunbehandelten Probe von  
Lithospermum officinale.

Spektrum 2 liefert deutlich erkennbar eine stark ausgeprägte Bande bei  $1420\text{ cm}^{-1}$ . Die Carbonatbande liegt nach Williams/Fleming (1971) bei  $1410 - 1450\text{ cm}^{-1}$ . Der nahezu geradlinige, bandenlose Verlauf der Kurve des Spektrums 1 ergibt den Beweis, daß es sich bei der eingelagerten Verbindung um Carbonat handelt. Das Vorhandensein bzw. Fehlen des Calciumions konnte, auch wieder im Vergleich der beiden Pulver, lichtspektroskopisch nachgewiesen werden.

Wie mir erst später bekannt wurde, hatte Molisch (1913) schon das Vorhandensein von Kalk "in den Perikarprien von Celtis und Lithospermum" festgestellt, eine offensichtlich in Vergessenheit geratene Tatsache, die selbst bei Hegnauer (1964) keine Berücksichtigung findet.

Die nachfolgend genannten Ergebnisse bezüglich der Calciumcarbonat-Inkrustierung zeigen, daß es unumgänglich war, innerhalb jeder Untersuchung auch eine Carbonatprüfung vorzunehmen.

Die von Jaretsky und Drimborn (1937/38) analytisch festgestellte Kieselsäure ist höchstwahrscheinlich in den Zellumina lokalisiert und in löslicher Form, die den nach diesen Untersuchungen überwiegenden Teil darstellt, bestimmt nicht für die enorme Härte der Früchte verantwortlich. So sind die weichen und leicht zu schneidenden Früchte von Anchusa, Borago und Symphytum frei von Calciumcarbonat und nicht sklerenchamatisiert, weisen aber beträchtliche Kieselsäure-Einlagerungen auf. Für die Härte der Fruchtwände ist demnach einzig das Ausmaß der Zellsklerenchymatisierung verantwortlich.

Die unterschiedliche Härte der Fruchtwände und die Menge des amorphen, eingelagerten Carbonats entscheiden über die Schwierigkeit, Mikrotomschnitte anzufertigen, wobei das Problem der Kalkeinlagerung das gravierendere ist. Je mehr Zellreihen von dieser Substanz erfaßt sind, desto brüchiger stellt sich der gesamte Zellverband dar. Mit Zunahme der Fruchtwand-Sklerenchymatisierung tritt die Carbonateinlagerung immer mehr in den Hintergrund.

#### IV. Darstellung der Tribusgrundtypen

Um eine Abgrenzung und Zusammenfassung der Lithospermeae vornehmen zu können, wird nachfolgend, ausgehend von einer Einteilung der Boraginoideae in Lithospermeae, Eritrichieae, Anchuseae und Cynoglosseae, je ein Vertreter mit dem für seine Tribus charakteristischen, anatomischen Fruchtaufbau behandelt. Auf diese Weise soll zur späteren Diskussion und Zuordnung vor allem der in ihrer Stellung zweifelhaften Gattungen gleichsam eine Definition für die Fruchtanatomie der jeweiligen Tribus gegeben werden. Da ich mich bei meinen Untersuchungen in erster Linie mit Vertretern der Lithospermeae und deren zweifelhaften Gattungen beschäftige, erfolgt die anatomische Darstellung der Eritrichieae, Anchuseae und Cynoglosseae anhand von stichprobenartigen Untersuchungen, verbunden mit den in der Literatur auffindbaren Befunden. Bei jeder Tribus wird vor der anatomischen Darstellung eine Zusammenfassung wichtiger morphologischer Daten der Teilfrüchte gegeben.

##### 1. Lithospermeae (Abb. 4,5)

Kugel-, ei-, höckerförmige, aufrechte, gerade, seltener gebogene,  $\pm$  zugespitzte, gekielte, meist nahtlose, randlose, meist glänzende Klausen; Oberfläche glatt, seltener gefurcht, warzig, manchmal papillös; basale flache Anheftstelle; flache bis leicht konvexe, seltener pyramidale Gynobasis.

Ca +

F 1 In der Größe stark variierende,  $\pm$  stark sklerenchymatisierte, dementsprechend groß- bis sehr kleinlumige,  $\pm$  getüpfelte, vielgestaltige, mit Calciumcarbonat meist vollständig ausgefüllte; für die Oberflächengestaltung mitverantwortliche, von den übrigen Schichten deutlich abgesetzte, bis auf die Anheftstelle die gesamte Frucht umgebende Epidermiszellen.

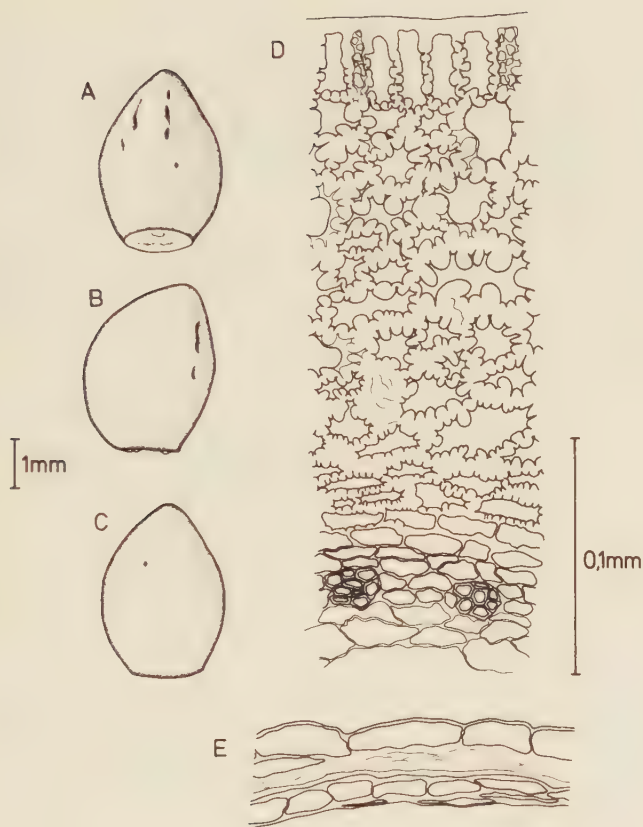


Abb. 4 - *Lithospermum officinale*, - A. Klause, Bauchansicht. - B. Klause, Seitenansicht. - C. Klause, Rückenansicht. - D. Fruchtwand, Querschnitt. - E. Samenschale, Querschnitt.

F 2 Vielzellreihige Schicht  $\pm$  stark sklerenchymatisierter (ringförmige Zelluloseablagerung meist deutlich erkennbar) die gesamte Frucht umgebender,  $\pm$  stark getüpfelter, mit Calciumcarbonat-Einlagerung versehener Zellen. Die Sklerenchymatisierung nimmt an Intensität von außen nach innen ab; daher zeigt sich meist ein fließender Übergang

von F 2 zu F 3. Die Calciumcarbonat-Einlagerungen erfassen eine unterschiedliche Anzahl von Zellreihen, reichen aber in vielen Fällen bis direkt an die kollabierte Parenchymschicht F 3 heran. Nicht inkrustierte Zellumina sind oft braun gefärbt. Die Mittellamelle ist meist nur im Kiel- und Anheftstellenbereich deutlich erkennbar (Abb.44). Diese Sklerenchymschicht wird hier zur Vereinfachung als eigenständige Schicht behandelt, stellt aber ontogenetisch betrachtet einen  $\pm$  stark sklerenchymatisierten,  $\pm$  stark mit Calciumcarbonat inkrustierten Teil der Parenchymschicht dar.

- F 3 Im gesamten Fruchtwandbereich vorhandene,  $\pm$  kollabierte,  $\pm$  stark gelb gefärbte, Gefäße enthaltende Parenchymschicht.
- F 4 Großzellige, dünnwandige, manchmal mehrreihige, nach innen meist zerrissene Schicht.

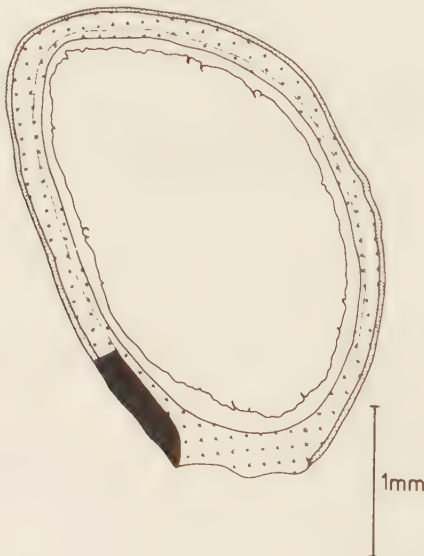


Abb. 5 - *Lithospermum officinale*. -  
Klausen-Längsschnitt im Bereich der  
Anheftstelle, Übersicht.

## 2. Eritrichieae (Abb. 6,7)

Eiförmige, aufrechte, gerade oder leicht gebogene, gekielte oder ungekielte, berandete oder unberandete, mit der Spitze die Anheftstelle überragende, matte oder glänzende Klausen; Oberfläche meist glatt oder warzig, selten borstig oder stachelig; kleine, flache, meist kreisrunde, im Zentrum der Bauchseite oder basalwärts gelegene Anheftstelle; pyramidale, seltener flache Gynobasis.

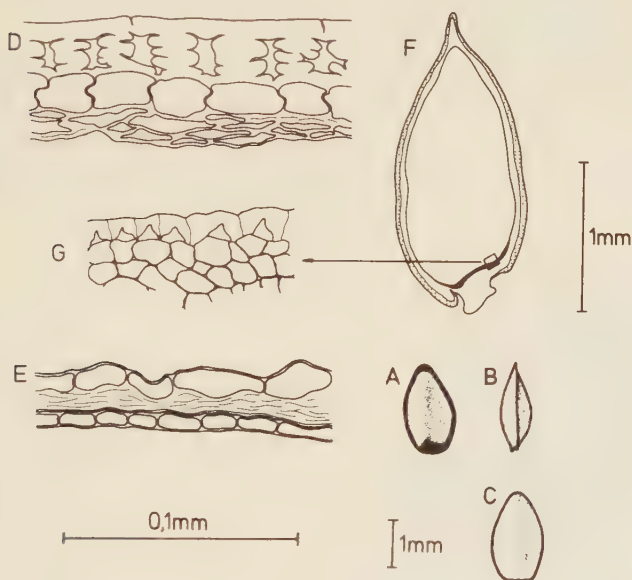


Abb. 6 - *Mysotis scorpioides*. - A. Klausen, Bauchansicht. - B. Klausen, Seitenansicht. - C. Klausen, Rückenansicht. - D. Fruchtwand, Querschnitt. - E. Samenschale, Querschnitt. - F. Klausen-Längsschnitt im Bereich der Anheftstelle, Übersicht. - G. Klausen-Längsschnitt im Bereich der Anheftstelle, Detail.

Ca -

F 1 In Form und Größe stark variierende, palisadenförmig angeordnete, wellig verzahnte, sehr dickwandige, manchmal auch horizontal angeordnete Epidermiszellen; farblose bis braune, oft sehr stark eingeengte Zellumina.

F 2 -

F 3 Die ganze Frucht umgebendes, an der Anheftsstelle diese auch nach außen abschließendes, mehrzellreihiges, großzelliges bis vollkommen kollabiertes, farbloses bis dunkelbraunes Fruchtwandparenchym.

Was die Ausstattung der Früchte mit U-förmig verdickten Zellen anbelangt, trifft man hier auf drei Möglichkeiten:

a) gesamte Fruchtwand nach innen mit einem durchgehenden Ring von U-Zellen abgeschlossen (z.B. *Amsinckia intermedia*, Abb. 7).

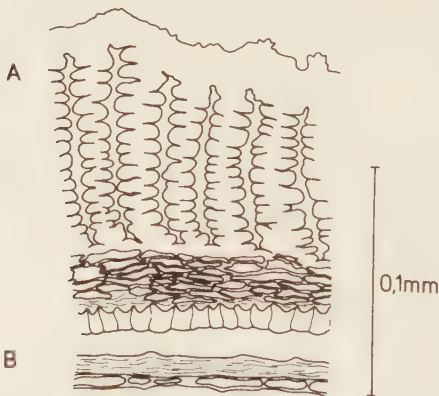


Abb. 7 - *Amsinckia intermedia*. - A. Fruchtwand, Querschnitt. - B. Samenschale, Querschnitt.

b) U-Zellen nur im Bereich der Anheftsstelle (z.B. *Havilandia borneensis*).

c) U-Zellen vollkommen fehlend, innerer Abschluß durch das Fruchtwandparenchym (z.B. *Thaumatocaryon dasyanthum*).

F 4 -

### 3. Anchuseae (Abb. 8)

Eiförmige, aufrechte, schräge oder fast horizontale, gerade oder gebogene, mit einer abgerundeten Spitze, einem ventralen Kiel und einem Elaiosom versehene, matte oder glänzende, randlose Klausen; Oberfläche glatt, faltig, gefurcht oder mit Höckern besetzt; basale, konkave, meist von einem Ring umgebene Anheftsstelle; flache Gynobasis mit in großem Abstand zueinander stehenden, berandeten Anheftstellen.

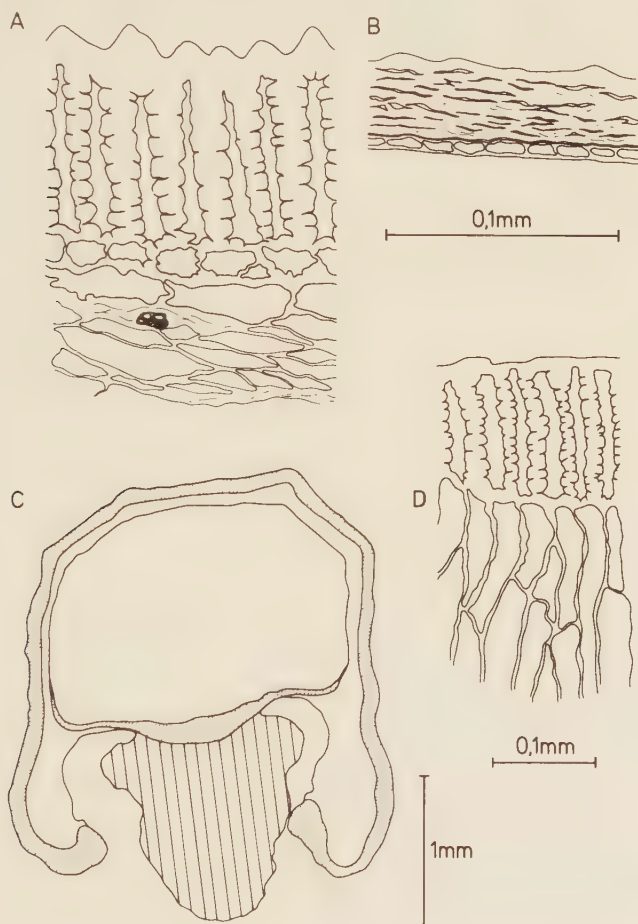


Abb. 8 - *Nonnea pulla*. - A. Fruchtwand, Querschnitt. - B. Samenschale, Querschnitt. - C. Klausenlängsschnitt im Bereich der Anheftsstelle, Übersicht. - D. Klausenlängsschnitt im Bereich der Anheftsstelle, Detail.

Ca -

- F 1 Gleichgestaltete Epidermis wie bei den Cynoglosseae. Palisadenzellen in ihrer Anordnung noch regelmäßiger, einzelne Tüpfelkanäle kürzer.
- F 2 -
- F 3 Die Anheftstelle aussparendes,  $\pm$  großzelliges, auch kolonisiertes, verhältnismäßig dickwandiges, mehrzellreihiges, Gefäße enthaltendes Fruchtwandparenchym mit gelben Zellwänden und farblosen Lumina.
- F 4 Wie bei den Lithospermeae kann auch hier im Gegensatz zur F 3-Schicht eine dünnwandige Zellschicht (als Grenze dienen die Leitbündel) unterschieden werden. Auf die unterschiedlichen Zellformen des Parenchyms im Bereich der Gynobasis kann in dieser Arbeit nicht eingegangen werden.

Im Bereich der Anheftstelle tritt bei dem hier gewählten Beispiel eine der Epidermis gleichgestaltete, an das Elaiosomgewebe angrenzende Schicht auf, deren Vorkommen aber nicht repräsentativ für die Anchuseae zu sein scheint. U-Zellen fehlen.

#### 4. Cynoglosseae (Abb. 9,10)

Meist birnen-, auch kreis- oder kegelförmige, ein- oder beidseitig abgeplattete, kiellose, gerade oder leicht gebogene, meist matte Klausen, oft mit einem unterschiedlich gestalteten Rand versehen; Oberfläche glatt, gerunzelt, mit glatten Borsten oder widerhakigen Fortsätzen besetzt; meist glatte, seltener gekörnte oder gefaltete, unterschiedlich große, flache, ventral gelegene, von der Klausenspitze nicht überragte Anheftstelle; konvexe bis pyramidenförmige, sehr hohe Gynobasis.

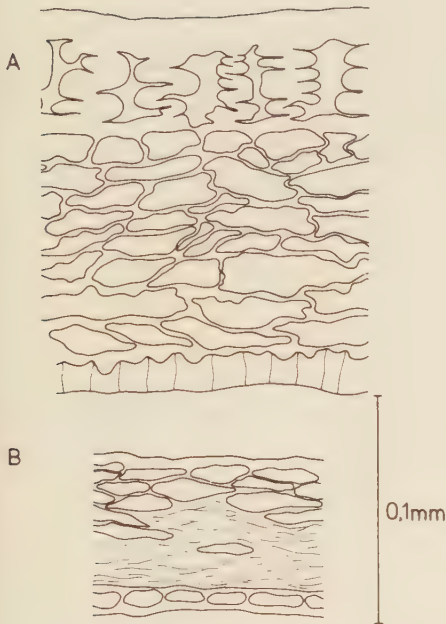


Abb. 9 - *Gynoglossum officinale*. A. Fruchtwand, Querschnitt. - B. Samenschale, Querschnitt

Ca -

F 1 Typische, mehr oder weniger hohe, im Bereich von Randbildungen, faltigen Erhebungen und mit Widerhaken besetzten Fortsätzen enorm an Länge zunehmende, mit nach außen hin dicker Zellulosewand und darauf liegender dünner Cuticula (ca. 1  $\mu$ ) abschließende, palisadenartig angeordnete, wellig verzahnte Epidermiszellen, bis auf den Anheftstellenbereich die gesamte Klause umgebend; einzelne Zellen + dicke, das Lumen + stark einengende, sich vorwölbende Sekundärwände ausbildend.

F 2 -

F 3 Im ganzen Fruchtwandbereich vorhandene, großzellige, vielreihige, im inneren Bereich Gefäße enthaltende, nur wenig zusammengedrückte, verhältnismäßig dünnwandige, gelbwandige Parenchymschicht, die sich auch in die Randbildungen

und Epidermisfortsätze hineinzieht. Im Bereich der Anheftstelle zur Oberfläche hin hexagonale, verdickte, getüpfelte, perlschnurartige Zellen ausbildend. Die gesamte F 3-Schicht schließt nach innen mit einer charakteristischen, einreihigen Schicht aus ungleichmäßig verdickten Zellen ab; meist deutlich U-förmige Zellen durch die stärkeren Zelluloseverdickungen der innenliegenden Teile der antiklinen Wände gegenüber den außenliegenden.

F 4 -



Abb. 10 -Gynoglossum officinale. - Klauenquerschnitt im Bereich der Anheftstelle, Übersicht.

Die hier in zwei Bereiche unterteilte, mit der Fruchtwand nicht verwachsene, lediglich an diese angelegte Samenschale ist durch alle Tribus hinweg gleich aufgebaut und kann dementsprechend zusammenfassend behandelt werden.

S 1 Zur Fruchtwand hin durch die Samenschalenepidermis abschließendes, aber auch hier oft vollkommen kollabiertes, im restlichen Bereich vollständig zusammengedrücktes und hellgelb bis dunkelbraun gefärbtes Samenschalenparenchym; zu S 2 von einem unstrukturierten, durchgehenden, ± dicken

Streifen begrenzt; innere Cuticula (ca. 1  $\mu$ ) innerhalb dieses Streifens als Begrenzung nach innen, Samenschalen-cuticula (ca. 1  $\mu$ ) als Begrenzung nach außen mit Sudan III deutlich nachweisbar.

- S 2 Meist einzellreihiges, dickwandiges, farbloses Endosperm. 2-3 (oder mehr) Zellreihen des Endosperms vor allem in unausgereiften Früchten.

## V. Spezielle Untersuchungen der einzelnen Gattungen

Im folgenden sollen nun die untersuchten Gattungen auf die bei den Tribus-Grundtypen dargestellten Merkmale hin überprüft werden.

Das Hauptgewicht wurde, wie eingangs erwähnt, auf die Lithospermeae s.l. gelegt. Von jeder, je mit den Lithospermeae in Verbindung gebrachten Gattung, wurde zumindest eine, bei zweifelhaften Gattungen mehrere Arten zur Untersuchung herangezogen. Bei der Menge der durch diese Umgrenzung anfallenden Arten war es unmöglich, jede Art karpologisch zu überprüfen.

Die Reihenfolge der behandelten Gattungen ergibt sich aus ihrer bisherigen Stellung innerhalb der Boraginoideae. Alle eindeutig den Lithospermeae zugeordneten Gattungen wurden vor den von einzelnen Autoren unterschiedlich eingestuften Gattungen behandelt und ihrem Vorkommen entsprechend in alt- und neuweltliche Vertreter gruppiert. Vorweg wird die kosmopolitische Gattung *Lithospermum* dargestellt.

Zuvor wurden anhand einiger ausgewählter Beispiele die anderen Boraginoideae-Tribus mit ihren jeweils typischen Merkmalen vorgestellt.

Von den Gattungen *Choriantha*, *Cystistemon*, *Decalepidanthus*, *Maharanga*, *Moritzia*, *Nomosa* und *Perittostema* stand mir trotz vielfältiger Bemühungen kein fruchtendes Material zur Verfügung.

### 1) Die kosmopolitische Gattung *Lithospermum* als typische Lithospermee

#### *Lithospermum officinale*. (Abb. 4)

Eiförmige, plumpe, gerade, aufrechte, in der Mitte die größte Breite aufweisende, zur Basis hin verengte, weiße, stellenweise hellbraun gefärbte, glänzende Klausen mit abgerundeter Spitze; leicht konvexer, abgerundeter Bauch, stark konvexer Rücken; unscheinbarer, nur äußerst schwach ausgeprägter ventraler Kiel, dorsal kein Kiel vorhanden; porzellanähnliche, meist vollkommen glatte Oberfläche, mit einigen wenigen punkt-

förmigen und länglichen Vertiefungen auf der Bauchseite, beidseits und parallel zu dem unscheinbaren Kiel lokalisiert; dreiseitige (Grundlinie konvex), fast kreisförmige, basale, horizontale bis leicht schräge Anheftstelle mit zentraler Mulde, dorsaler Erhebung und ventral gelegenen, leicht vorstehendem Funiculuskanalrest; pyramidale, gestauchte Gynobasis mit meist zwei, seltener drei bis vier konkaven, von einem dicken, knorpeligen Wulst begrenzten Anheftstellen, die entsprechende Zahl reifer Klausen tragend.

Maße: L.: 3,6 mm; B.: 2,3 mm; D.: 2,5 mm.

Ca ++

- F 1 ca. 40  $\mu$ . Sehr hohe, rechteckige, fast palisadenartige, dickwandige, getüpfelte, mit Calciumcarbonat vollständig ausgefüllte Epidermiszellen; bei Schnittführung im Randbereich einer Zelle blasige Strukturen erkennbar.
- F 2 ca. 160  $\mu$ . Dickwandige Sklerenchymschicht mit sehr unterschiedlich geformten Restzellumina (hochprismatisch, quadratisch, im inneren Teil ausschließlich langgestreckt rechteckig) und im äußeren Bereich mit besonders stark ausgebildeten, langen, breiten Tüpfelkanälen; Länge und Breite der Tüpfel zum Zentrum hin abnehmend; intensive Gelbfärbung der Zellwände im innersten Teil von F 2 (ca. 30  $\mu$ ); deutlich ringförmige Zellulose-Ablagerungen; in der Abbildung nur angedeutet und nicht im ganzen Sklerenchymbereich dargestellt; Calciumcarbonat-Ablagerung bis zu F 3 reichend.
- F 3 ca. 60  $\mu$ . Kaum kollabiertes, großzelliges, farbloses, Gefäße führendes Fruchtwandparenchym.
- F 4 ca. 30  $\mu$ . Großzelliges, dünnwandiges, farbloses Gewebe, nach innen zu meist zerrissen.

- S 1 ca. 30  $\mu$ . Zur Fruchtwand hin durch eine einzige Reihe großer, meist langgestreckter Zellen abschließendes (Epidermis), sonst kollabiertes, nahezu farbloses Samenschalenparenchym. Ca. 3  $\mu$  dicker gelber Streifen (strukturlos) S 1 zu S 2 begrenzend.
- S 2 ca. 13  $\mu$ . Einzellreihiges, manchmal zweizellreihiges, farbloses Endosperm.

Lithospermum distichum Ort.

Gleiche Form wie *Lithospermum officinale*, jedoch stärker zugespitzt. Muldenlose, leicht wulstig berandete Anheftstelle. Intensive Braunfärbung, von der Spitze der Klause ausgehend, nahezu den ganzen Fruchtkörper überziehend.

Maße: L.: 3,7 mm; B.: 2,4 mm; D.: 2,4 mm.

Ca ++

- F 1 ca. 40  $\mu$ . Wie *Lithospermum officinale*.
- F 2 ca. 150  $\mu$ . Sklerenchymschicht mit wesentlich größeren Lumina als *Lithospermum officinale*. Tüpfel entsprechend kürzer, Calciumcarbonat-Inkrustierung nur die beiden ersten Zellreihen erfassend. Dies ist durch den nicht vollständig ausgereiften Zustand der Früchte erklärbar.
- F 3 ca. 30  $\mu$ . Stark kollabiert, gelb gefärbt, Zellstrukturen teilweise noch erkennbar.
- F 4 ca. 40  $\mu$ . Wie *Lithospermum officinale*.
- S 1 ca. 30  $\mu$ . Wie *Lithospermum officinale*. Vereinzelt Zellstrukturen gut erkennbar. Zu S 2 mit ca. 6  $\mu$  dickem, gelbem, hier besonders intensiv gefärbtem, strukturlosem Streifen abschließend.

S 2 ca. 13  $\mu$ . Wie *Lithospermum officinale*, stellenweise  
2 - 3 zellreihig (unausgereifte Frucht).

*Lithospermum cinereum* DC. (Abb. 11)

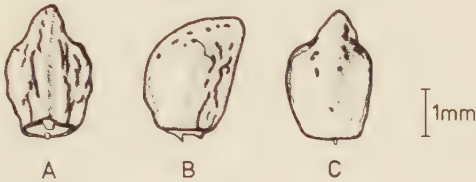


Abb. 11 - *Lithospermum cinereum*. - A. Klause, Bauchansicht. - B. Klause, Seitenansicht. - C. Klause, Rückenansicht.

Von der eiförmigen bis kugeligen, bei *Lithospermum* meist üblichen Form abweichend, statt dessen den sonst in der Tribus sehr häufigen, zugespitzten, zweihöckerigen Habitus aufweisend; Bauch gerade, ziemlich kantig vorspringend, Rücken konvex; ventraler Kiel, dorsal nur im Spitzenbereich ein breiter, flacher, abgerundeter Kiel vorhanden; Oberfläche glatt, mit einigen wellenförmigen Erhebungen, länglichen, ventralen und punktförmigen, dorsalen Vertiefungen; konkave, durch den vorspringenden Bauch fast herzförmige Anheftstelle (ähnlich wie bei *Moltkia aurea*); Gynobasis wie *Lithospermum officinale*, leicht pyramidal, mit konvexen Anheftflächen, zwischen diesen knorpeliges Gewebe; bis zu vier ausgereifte Klausen.

Maße: L.: 2,8 mm; B.: 1,7 mm; D.: 1,8 mm.

Ca ++

F 1 ca. 30  $\mu$ . Wie *Lithospermum officinale*, einzelne Zellen aber nicht so hoch, dafür etwas breiter.

F 2 ca. 110  $\mu$ . Wie *Lithospermum officinale*.

F 3 ca. 25  $\mu$ . Vollkommen kollabiert.

F 4 ca. 30  $\mu$ . Wie *Lithospermum officinale*.

S 1 ca. 20  $\mu$ . Wie *Lithospermum officinale*.

S 2 ca. 15  $\mu$ . Wie *Lithospermum officinale*.

Die Klausen der ca. 45 Arten umfassenden Gattung *Lithospermum* zeigen meistens die Kugel- oder Eiform, seltener die nur leicht angedeutete Höckerform. Die Oberfläche ist überwiegend glatt, glänzend, porzellanähnlich und mit punktförmigen bis länglichen, unterschiedlich tiefen Gruben, meist parallel zu dem ventralen, niedrigen, abgerundeten Kiel, versehen.

Im anatomischen Bau treten geringfügige Unterschiede lediglich in den Ausmaßen der Epidermiszellen, der Intensität der Sklerenchymatisierung und der Carbonat-Einlagerung auf. Die von der Sklerenchymschicht deutlich abgesetzte und immer schwächer sklerenchymatisierte Epidermis zeigt stellenweise die in der Fruchtentwicklung gezeigte, für den Beginn des Sklerenchymatisierungs-Prozesses charakteristische blasige Zellwandbildung. Die Einbuchtungen der Oberfläche stellen von der Epidermis ausgekleidete Einsenkungen der F 2-Schicht dar.

Der hier vorgestellte, für die *Lithospermum*-Verwandtschaft typische Fruchtwandaufbau wird nachfolgend unter der Bezeichnung *Lithospermum*-Typ zu Vergleichszwecken herangezogen.

Die Samenschale zeigt meist eine deutlich ausgebildete, nicht kollabierte Samenschalenepidermis, bietet aber keinerlei spezifische Merkmale.

2) Typische, altweltliche Lithospermeae

Buglossoides Moench

Buglossoides purpureocaerulea (L.) I.M. Johnston (Abb.12)

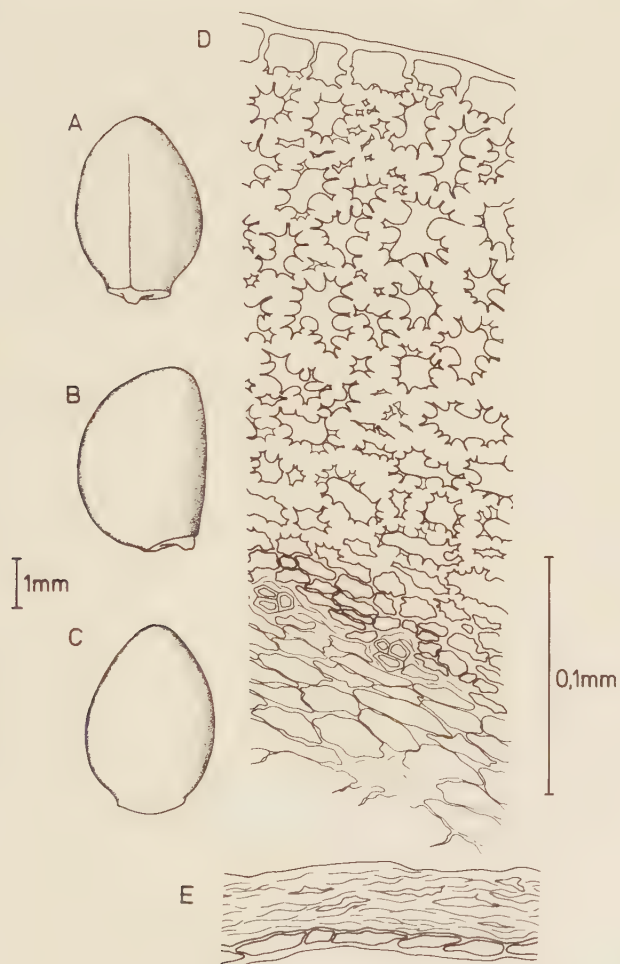


Abb. 12 - *Buglossoides purpureocaerulea*. -  
 A. Klause, Bauchansicht. - B. Klause, Seiten-  
 ansicht. - C. Klause, Rückenansicht. - D. Frucht-  
 wand, Querschnitt. - E. Samenschale, Querschnitt.

Eiförmige bis kugelförmige, gerade, aufrechte, in der Mitte die größte Breite aufweisende, zur Basis hin verengte, weiß, dorsal teilweise braun gefärbte, glänzende Klausen; nahezu gerader, nur leicht kantig vorspringender, fast abgerundeter Bauch, Rücken konvex; nur schwach ausgeprägter ventraler Kiel, dorsaler Kiel fehlt; Oberfläche vollkommen glatt; verhältnismäßig kleine, dreiseitige (Grundlinie konvex), basale, nicht zentral, sondern ventral lokalisierte, schräge Anheftstelle, mit deutlichem, den Funiculuskanal führendem Anhängsel und einer grubenartigen Vertiefung; durch die derartig gestaltete Anheftstelle ist bei der an der Gynobasis befestigten Klausen die Längsachse um ca.  $45^{\circ}$  aus dem Lot zum Griffel geneigt (siehe Abb. 13, *Buglossoides calabra*); flache Gynobasis mit einer Anheftstelle und einer einzigen ausgereiften Klausen.

Maße: L.: 3,8 mm; B.: 2,7 mm; D.: 2,5 mm.

Ca +

- F 1 ca. 18  $\mu$ . Quadratische bis leicht länglich rechteckige, dickwandige, basal getüpfelte, mit Calciumcarbonat vollständig ausgefüllte Epidermiszellen.
- F 2 ca. 200  $\mu$ . Dickwandige Sklerenchymschicht mit unterschiedlich geformten Zellen (im äußeren Teil hochprismatisch bis quadratisch, im inneren Bereich langgestreckt rechteckig) und deutlich erkennbaren Tüpfelkanälen; Calciumcarbonat-Einlagerungen auf einen Bereich von ca. 100  $\mu$  der F 2-Schicht (entsprechend dem Reifegrad) begrenzt; Zellen ohne Calciumcarbonat-Einlagerung besitzen braune Zellumina; Zelluloseringe.
- F 3 ca. 30  $\mu$ . Leicht kollabiertes, gelb gefärbtes, Gefäße führendes Fruchtwandparenchym; Zellstrukturen noch einigermaßen gut erkennbar.

- F 4 ca. 60  $\mu$ . Großzelliges, dünnwandiges, farbloses Gewebe, nach innen zu meist zerrissen.
- S 1 ca. 30  $\mu$ . Stark kollabiertes, hellgelbes Samenschalenparenchym. An der Grenze S 1/S 2 besonders intensive Gelbfärbung.
- S 2 ca. 25  $\mu$ . Einzellreihiges, farbloses Endosperm. (Verschwommene Strukturen durch austretende Öltröpfchen).

Buglossoides calabra (Ten.) I. M. Johnston (Abb. 13)

Die Klausen von *B. calabra* weisen sowohl morphologisch als auch anatomisch nahezu dieselben Befunde auf wie *B. purpurocaerulea*.



Abb. 13 - *Buglossoides calabra*. -  
Klausen, Seitenansicht

Ei- bis kugelförmige, gerade, aufrechte, in der Mitte die größte Breite aufweisende, zur Basis hin verengte, weiße, glatte, glänzende Klausen; gerader, abgerundeter Bauch, Rücken konvex; ventraler Kiel nur angedeutet, oft auch nur eine Längsfurche vorhanden, dorsaler Kiel fehlt; verhältnismäßig kleine, dreiseitige (Grundlinie konvex), basale, nicht zentral, sondern ventral angebrachte, schräge Anheftstelle mit einem, den Funiculuskanal enthaltenden Stielchen und einem kleinen, zur Bauchseite hin hakenförmig gebogenen Zapfen; Längsachse der an der Gynobasis befestigten Klausen um ca.  $45^{\circ}$  aus dem Lot zum Griffel geneigt; flache Gynobasis mit einer Anheftstelle und einer einzigen ausgereiften Klausen.

Maße: L.: 3,4 mm; B.: 2,5 mm; D.: 2,5 mm.

Ca +

- F 1 ca. 20  $\mu$ . Quadratische bis leicht hochprismatische, dickwandige, sklerenchymatisierte, mit kurzen Tüpfelarmen versehene, mit Calciumcarbonat vollständig ausgefüllte Epidermiszellen.
- F 2 ca. 180  $\mu$ . Wie Buglossoides purpurocaerulea. Calciumcarbonat-Einlagerungen auf einen Bereich von ca. 80  $\mu$  der F 2-Schicht begrenzt.
- F 3 ca. 30  $\mu$ . Wie Buglossoides purpurocaerulea.
- F 4 Wie Buglossoides purpurocaerulea.
- S 1 ca. 60  $\mu$ . Samenschalenparenchym mit gut erkennbarer Zellstruktur. Kollabierung und Gelbfärbung von außen nach innen zunehmend; an der Grenze S 1/S 2 stärkste Kollabierung und dementsprechend auch intensivste Gelbfärbung; deutliche innere Cuticula zu S 2.
- S 2 ca. 50  $\mu$ . Frabloses Endosperm, ein- bis dreizellreihig.

Buglossoides gastonii (Benth.) I.M. Johnston (Abb. 14)

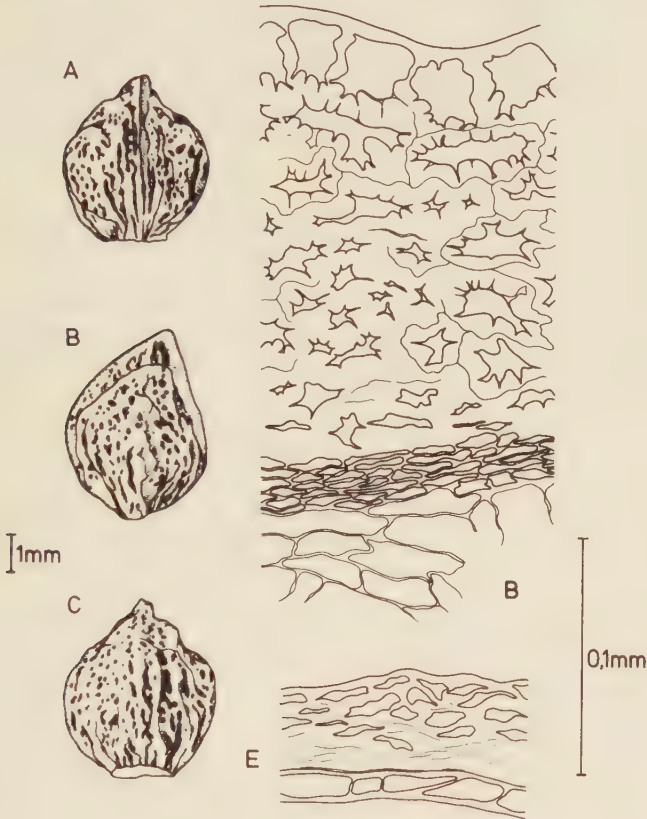


Abb. 14 - *Buglossoides gastonii*. - A. Klause, Bauchansicht. - B. Klause, Seitenansicht. - C. Klause, Rückenansicht. - D. Fruchtwand, Querschnitt. - E. Samenschale, Querschnitt.

Plumpe, kugelförmig zugespitzte, aufrechte, in der Mitte die größte Breite aufweisende, zur Basis hin verengte, hellgraue bis gelblichbraune, glänzende Klausen; gerader, lediglich in Basisnähe konvexer, nur leicht kantig vorspringender Bauch, Rücken konvex; ventraler Kiel lediglich im Bereich der schar-

fen Spitze stark ausgeprägt, zur Basis hin auslaufend, dorsaler Kiel nur die obere Hälfte der Spitze erfassend; unregelmäßige, gefurchte, gerunzelte, glasurartige Oberfläche mit vielen loch- bis grabenartigen Vertiefungen; verhältnismäßig kleine, dreiseitige (Grundlinie konvex), basale, nahezu zentrale Anheftstelle; flache Gynobasis mit ein oder zwei Anheftstellen und entsprechend ein oder zwei ausgereiften Klausen.

Maße: L.: 4,5 mm; B.: 4,0 mm; D.: 3,5 mm.

Ca +

- F 1 ca. 30  $\mu$ . Quadratische, dickwandige, ziemlich sklerenchymatisierte mit Calciumcarbonat vollständig ausgefüllte Epidermiszellen.
- F 2 ca. 130  $\mu$ . Sklerenchymschicht mit dickwandigen, meist langgestreckten Zellen; Tüpfelkanäle auch hier auffallend stark ausgebildet; Zellaußenwände stellenweise gut erkennbar; keine Calciumcarbonat-Einlagerung; Zellumina gelbbraun.
- F 3 ca. 25  $\mu$ . Kollabiertes, gelb gefärbtes, Gefäße führendes Fruchtwandparenchym mit deutlichen Zellstrukturen.
- F 4 Großzelliges, dünnwandiges, farbloses Gewebe, nach innen meist zerrissen.
- S 1 ca. 45  $\mu$ . Samenschalenparenchym mit streckenweise noch gut erkennbarer Zellstruktur. Kollabierung wie Gelbfärbung von außen nach innen zunehmend; an der Grenze S 1/S 2 stärkste Kollabierung und dementsprechend auch intensivste Gelbfärbung.
- S 2 ca. 13  $\mu$ . Einzellreihiges, farbloses Endosperm (verschwommene Strukturen durch austretende Zellinhaltsstoffe wie z.B. Öltröpfchen).

Die mir zur Untersuchung zugänglichen Früchte von *Buglossoides gastonii* waren noch nicht vollständig ausgereift. Die Calcium-carbonat-Einlagerung beschränkte sich nur auf die Epidermis. Fruchtwand- und Samenschalenparenchym sind wenig kollabiert. Die Klausenfrucht konnte nur unter Beschädigung der Gynobasis abgelöst werden. Der typisch lithospermoide Aufbau der Klausen ist trotzdem deutlich ersichtlich.

*Buglossoides zollingeri* (A.DC.) I. M. Johnston (Abb. 15)

Trotz etlicher Bemühungen gelang es mir nicht, reife Früchte von *Buglossoides zollingeri* zu erhalten. Die mir zugänglichen Herbarbelege lieferten lediglich eine einzige, nicht voll ausgereifte Klausen. Dieselbe Schwierigkeit beschreibt Johnston (1954 a, p. 45) bei seinen Untersuchungen.

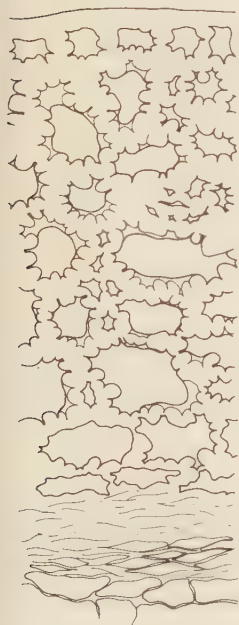


Abb. 15 - *Buglossoides zollingeri*. -  
Fruchtwand, Querschnitt.

Eiförmige, leicht zugespitzte, auf einem kleinen, seitlich angebrachten Stielchen sitzende, weiße, glatte, glänzende Klausen; gerader, abgerundeter Bauch mit einem schwach ausgebildeten Kiel, Rücken konvex, kiellos; kleine dreiseitige (Grundlinie konvex), basale, ventral angebrachte, kurz gestielte Anheftstelle;  $45^{\circ}$ -Abweichung der Längsachse; flache Gynobasis mit einer Anheftstelle und einer einzigen ausgereiften Klause.

Maße: L.: 2,8 mm; B.: 2,2 mm; D.: 1,6 mm.

Ca -

- F 1 ca. 25  $\mu$ . Nahezu quadratische, sehr dickwandige, sklerenchymatisierte, mit sehr kurzen Tüpfelarmen versehene Epidermiszellen.
- F 2 ca. 180  $\mu$ . Wie *Buglossoides purpureocaerulea*; einzelne Zellen jedoch weitaus weniger sklerenchymatisiert (kürzere Tüpfelarme, größere Zellumina); keine Calciumcarbonat-Einlagerungen.
- F 3 ca. 60  $\mu$ . Fast strukturloses, vollkommen kollabiertes, gelb gefärbtes, Gefäße führendes Fruchtwandparenchym.
- F 4 Großzelliges, farbloses, zerrissenes Gewebe nur stellenweise vorhanden.

Die zur Verfügung stehende Klausenfrucht enthielt nur einen sehr verkümmerten, zur Untersuchung nicht mehr verwendbaren Samen. Die Präparation der Samenschale mußte deshalb entfallen.

Trotz des nicht voll ausgereiften Zustandes der Klause ist der typische *Lithospermeen*-Aufbau der Fruchtwand ersichtlich. Es handelt sich hier um ein Stadium, wie es bereits an der Fruchtentwicklung von *Lithospermum officinale* kurz vor der Reife gezeigt wurde: noch kein Calciumcarbonat in den Zellen,

beginnende Sklerenchymatisierung (kurze Tüpfelarme, große Zellumina). Die Aufnahme von *Buglossoides zollingeri* in die Reihe der dargestellten Arten erscheint mir deshalb wichtig, weil gerade an diesem Beispiel klar wird, daß bereits in Stadien vor der Reife der Lithospermeen-Typ einwandfrei erkannt und dementsprechend eine Tribuszuordnung vorgenommen werden kann.

*Buglossoides arvensis* (L.) I.M. Johnston, ssp. *gasparrinii*  
(Heldr. ex Guss.) R. Fernandes (Abb. 16)

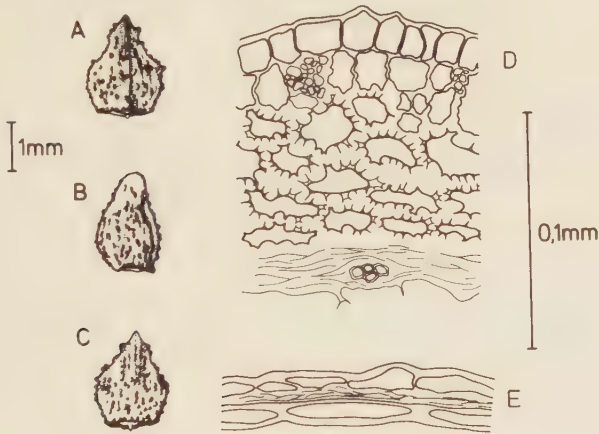


Abb. 16 - *Buglossoides arvensis* ssp. *gasparrinii*.-  
A. Klause, Bauchansicht. - B. Klause, Seitenansicht.-  
C. Klause, Rückenansicht. - D. Fruchtwand, Querschnitt.-  
E. Samenschale, Querschnitt.

Gerade, aufrechte, schon fast gedrungene, im oberen Drittel breit und kurz zugespitzte, in der Mitte die größte Breite aufweisende, zur Basis hin verengte, braune, leicht glänzende Klausen; gerader, leicht kantig vorspringender, nahezu abgerundeter Bauch, Rücken konvex; ziemlich breiter, abgerundeter, warzenbesetzter, ventraler Kiel, dorsal nur im Be-

reich der Klausenspitze ausgebildet; Oberfläche warzig mit einigen lochartigen Vertiefungen, leicht papillös; breite, dreiseitige (Grundlinie konvex, Spitzen abgerundet), basale, vom übrigen Klausenkörper etwas abgeschnürte, mit Zapfen und einem den Funiculuskanal führenden Anhängsel versehene, leicht schräge Anheftstelle, von ventral nach dorsal ansteigend; flache bis niedrigpyramidale, in vier, zueinander einen deutlichen Abstand aufweisende Anheftstellen gegliederte Gynobasis; eine der vier ausgereiften, divergierenden (bedingt durch die Morphologie von Anheftstelle und Gynobasis) Klausen nur schwer ablösbar.

Maße: L.: 2,2 mm; B.: 1,5 mm; D.: 1,2 mm.

Ca ++

- F 1 ca. 15  $\mu$ . Dünnwandige, meist quadratische, oft nach außen zugespitzte und so die Papillen bildende, mit Calciumcarbonat vollständig ausgefüllte Epiderminzellen.
- F 2 ca. 75  $\mu$ . Je nach Schnittbild (mit oder ohne Warzen) unterschiedlich dicke, starkwandige, mit deutlich ausgebildeten Tüpfeln versehene, calciumcarbonatinkrustierte Sklerenchymschicht deren äußerste, wenig sklerenchymatisierte Zellreihen blasige Strukturen aufzeigend; Zelluloseringe deutlich erkennbar.
- F 3 ca. 25  $\mu$ . Strukturloses, kollabiertes, gelb gefärbtes, Gefäße führendes Fruchtwandparenchym.
- F 4 Rest des großzelligen, dünnwandigen, farblosen Gewebes nur noch stellenweise erkennbar.
- S 1 ca. 13  $\mu$ . Zur Fruchtwand hin durch eine einzige Reihe großer, meist langgestreckter Zellen abschließende Schicht (Epidermis; diese aber auch oft kollabiert), im restlichen Bereich vollkommen kollabiert und hellgelb gefärbt.
- S 2 ca. 10  $\mu$ . Einzellreihiges, farbloses Endosperm.

Buglossoides arvensis (L.) I.M.Johnston ssp. arvensis (Abb.17)

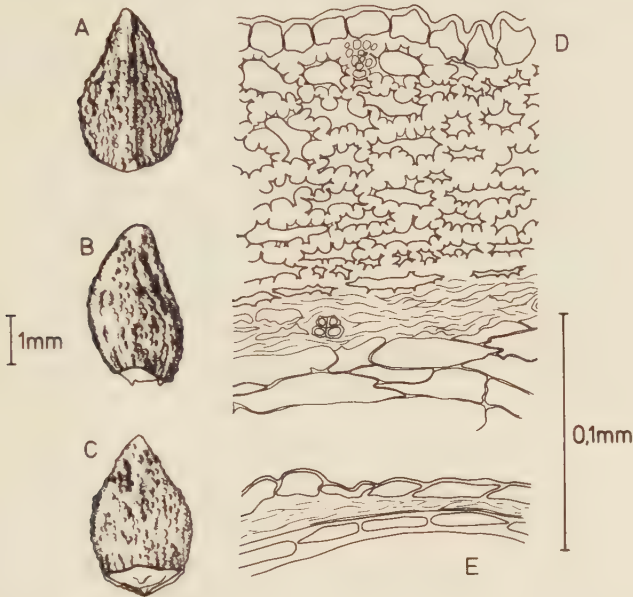


Abb. 17 - *Buglossoides arvensis* ssp. *arvensis*. - A. Klause, Bauchansicht. - B. Klause, Seitenansicht. - C. Klause, Rückenansicht. - D. Fruchtwand, Querschnitt. - E. Samenschale, Querschnitt.

Gerade, aufrechte, längliche, im oberen Drittel ohne Einbuchtung in eine breite, kurze, stumpfe Spitze auslaufende, in der Mitte die größte Breite aufweisende, zur Basis hin verengte, braune, schwach glänzende Klausen; gerader, leicht kantig vorspringender, nahezu abgerundeter Bauch, Rücken konvex; ziemlich breiter, abgerundeter, warzenbesetzter, ventraler Kiel, dorsal nur im Bereich der Klausenspitze ausgebildet; Oberfläche im Vergleich zu *B. arvensis* ssp. *gasparrinii* noch stärker warzenbesetzt, einzelne Warzen abgerundeter und nicht so stark hervortretend, keine lochartigen Vertiefungen, papillös; breite, dreiseitige (Grundlinie konvex), basale, vom übrigen Klausenkörper etwas abgeschnürte, mit

Zapfen und den Funiculuskanal führendem Anhängsel versehene, schräge Abheftstelle, von ventral nach dorsal ansteigend; flache bis niedrigpyramidale, in vier, einen deutlichen Abstand zueinander aufweisende Anheftstellen gegliederte Gynobasis; eine der vier ausgereiften, divergierenden (bedingt durch die Morphologie von Anheftstelle und Gynobasis) Klausen nur schwer ablösbar.

Maße: L.: 3,3 mm; B.: 2,0 mm; D.: 1,9 mm.

Ca +

- F 1 ca. 15  $\mu$ . Dünnwandige, meist quadratische, oft nach außen zugespitzte (Papillen! - stärker als *B. arvensis* ssp. *arvensis*), mit Calciumcarbonat vollständig ausgefüllte Epidermiszellen.
- F 2 ca. 110  $\mu$ . Je nach Schnittbild (mit oder ohne Warzen) unterschiedlich dicke, starkwandige Schicht, im Vergleich zu *B. arvensis* ssp. *arvensis* noch stärker sklerenchymatisiert, Tüpfelarme noch stärker ausgebildet, ringförmige abgelagerte Zelluloseschichten stellenweise gut erkennbar; blasige Strukturen nur spärlich vorhanden, beschränkt auf die erste Zellreihe der Sklerenchymschicht; Calciumcarbonat-Einlagerungen auf einen Bereich von 40  $\mu$  der F 2-Schicht begrenzt.
- F 3 ca. 20  $\mu$ . Strukturloses, kollabiertes, gelb gefärbtes, Gefäße führendes Fruchtwandparenchym.
- F 4 ca. 25  $\mu$ . Großzelliges, dünnwandiges, farbloses Gewebe, nach innen zu meist zerrissen.
- S 1 ca. 15  $\mu$ . Zur Fruchtwand hin durch eine einzige Reihe großer, meist langgestreckter Zellen abschließendes (Epidermis; aber auch hier oft kollabiertes), im restlichen Bereich vollkommen zusammengedrücktes und hellgelb gefärbtes Samenschalenparenchym.

S 2 ca. 10  $\mu$ . Einzellreihiges, farbloses Endosperm.

Buglossoides tenuiflora (L.f.) I.M. Johnston (Abb. 18)

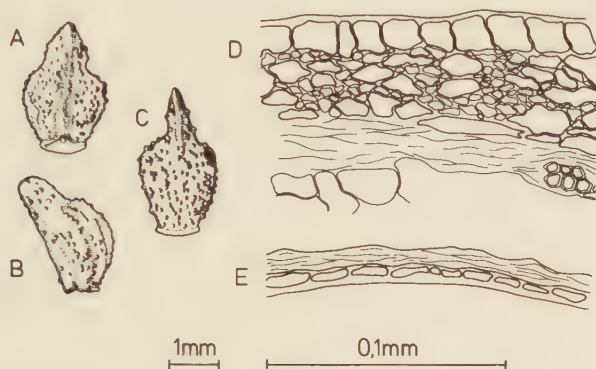


Abb. 18 - *Buglossoides tenuiflora*. - A. Klause, Bauchansicht. - B. Klause, Seitenansicht. - C. Klause, Rückenansicht. - D. Fruchtwand, Querschnitt. - E. Samenschale, Querschnitt.

Aufrechte, leicht nach innen gebogene, dreiseitige (Grundlinie konvex), in der Mitte die größte Breite aufweisende, zur Basis hin verengte, über der Anheftstelle eingeschnürte, graue leicht glänzende, stellenweise schwarz pigmentierte, warzige, sehr brüchige Klausen mit zwei dorsalen Höckern, das obere Drittel aus einer deutlich abgesetzten, schnabelförmigen Spitze bestehend; schräger, kantig vorspringender Bauch, Rücken der Klausenspitze schräg, des restlichen Klausenkörpers konvex; schmaler, vorspringender mit Warzen besetzter, ventraler Kiel, dorsaler Kiel nur auf die Spitze beschränkt; dreiseitige (Grundlinie konvex), nicht sehr breite, basale, gerade, glatte, mit schmalem Rand versehene Anheftstelle; flache Gynobasis, gliedert in vier Anheftstellen, mit deutlichem Abstand (ca. 0,2 mm) zueinander.

Maße: L.: 2,6 mm; B.: 1,6 mm; D.: 1,4 mm.

Ca ++

- F 1 ca. 15  $\mu$ . Dünnwandige, meist quadratische, mit Calciumcarbonat vollständig ausgefüllte Epidermiszellen.
- F 2 ca. 35  $\mu$ . Dünnwandige, gewöhnlich elliptische, im Bereich von Warzen runde, teilweise gebuchtete, große Zellen in zwei bis drei, zur Ausbildung der Warzen in fünf bis sechs Zellreihen; blasige, gut erkennbare Zellwandbildungen, sowie Calciumcarbonat-Einlagerungen sich auf den gesamten F 2-Bereich erstreckend.
- F 3 ca. 17  $\mu$ . Strukturloses, kollabiertes, gelb gefärbtes, Gefäße führendes Fruchtwandparenchym.
- F 4 Reste des großzelligen, dünnwandigen, farblosen Gewebes nur noch stellenweise erkennbar.
- S 1 ca. 10  $\mu$ . Vollkommen kollabiertes, im Grenzbereich S 1/S 2 intensiv gelb gefärbtes Samenschalenparenchym.
- S 2 ca. 10  $\mu$ . Einzellreihiges, farbloses Endosperm.

Die durch Johnston (1954a) aufgrund der bei Spengler (1919) beschriebenen, andersartigen Korollaausbildung, "radiär vorspringende, longitudinale Haarleisten im Schlund lassen nur einen schmalen Zugang zum Blüteninneren frei", von Lithospermum abgetrennte, in zwei Sektionen gegliederte Gattung Buglosoides weist vor allem in der Sektion Margarospermum große Übereinstimmungen bezüglich Fruchtmorphologie und -anatomie mit Lithospermum auf. Diese aus den vier Arten *B. purpurocaeruleum*, *B. gastonii*, *B. calabra* und *B. zollingeri* bestehende Sektion zeigt glatte, bei *B. gastonii* mit starken Vertiefungen versehene Klausen, deren Anatomie keine nennenswerten Unterschiede zum Lithospermum-Typ zeigt. Unterschiede in der Form der Epidermiszellen (bei *B. gastonii* besonders groß) und der

Ausgestaltung der Sklerenchymschicht (bei *B. gastonii* Mittel-lamellen erkennbar) können in ihrer Geringfügigkeit nicht als art- oder gattungsspezifisch bewertet werden. Die Sektion Buglossoides, bestehend aus den Arten *B. arvensis*, *B. minima* Fernandes, *B. glandulosa* Fernandes und *B. tenuiflora*, zeigt im Unterschied zur Sektion Margarospermum höckerförmige, warzige Klausen, deren anatomische Untersuchung eine nicht sklerenchymatisierte Epidermis und eine vergleichsweise weniger sklerenchymatisierte F 2-Schicht ergibt. Bei *B. tenuiflora* tritt überhaupt keine Sklerenchymatisierung auf. Die F 2-Schicht ist hier blasig, dünnwandig und analog zu den anderen Arten mit Calciumcarbonat inkrustiert. Die von Holub (1973) vorgenommene Erhebung der Sektion Margarospermum zur Gattung Aegonychon, erweitert um die Art *Aegonychon goulandrionum* (Rech. f.) Holub (*Lithospermum goulandrionum* Rech. f.) läßt sich mit diesen zusätzlichen Merkmalen dennoch nicht rechtfertigen, zeigt sich doch im Verlauf dieser Arbeit, daß eine schwächere Sklerenchymatisierung (typisches Beispiel *Arnebia*) zwar artspezifisch, nie aber gattungsspezifisch ist.

Arnebia Forsk.

Arnebia tetrastigma Forsk. (Abb. 19)

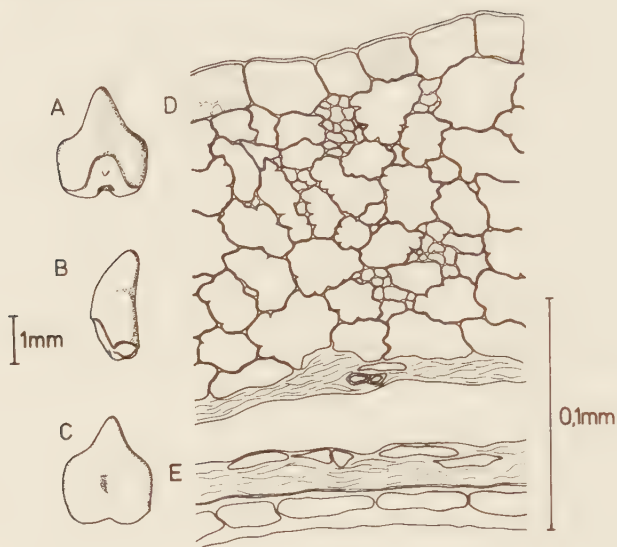


Abb. 19 - *Arnebia tetrastigma*. - A. Klause, Bauchansicht. - B. Klause, Seitenansicht. - C. Klause, Rückenansicht. - D. Fruchtwand, Querschnitt. - E. Samenschale - Querschnitt.

Herzförmige, aufrechte, scheinbar dorsiventral zusammengedrückte, hell- bis goldbraune, leicht glänzende Klausen; Bauch konvex, Rücken flach bis leicht konkav, zur Mitte hin geringfügig vertieft, an der Übergangsstelle Bauch-Rücken mit deutlich abgesetzten Kanten versehen; niedriger, breiter, ventraler Kiel nur andeutungsweise erkennbar; Oberfläche glatt, bei stärkerer Vergrößerung netzartige Struktur erkennbar; dreilappige, herzförmige, von der übrigen Frucht etwas abgestufte, rauhe Anheftstelle, in der Mitte eine Vertiefung, in die der Funiculuskanal mündet, aufweisend; der mittlere, mit einem Vorsprung versehene, der drei quadratischen Lappen auf dem ventralen Teil

der Klause liegend; Gynobasis pyramidal, mit vier herzförmigen, einen gegenseitigen Abstand bis ca. 0,3 mm aufweisenden Anheftstellen; vier ausgereifte Klausen tragend.

Maße: L.: 2,3 mm; B.: 1,9 mm; D.: 1,0 mm.

Ca ++

- F 1 ca. 30  $\mu$ . Epidermis mit regelmäßigen, rechteckig langgestreckten, bisweilen quadratischen, mit Calciumcarbonat vollständig ausgefüllten Zellen, deren Wände oft mit Leisten versehen sind. Diese Wandskulpturen sind nur an jenen Stellen des Schnittbildes sichtbar, an denen die Schnittführung im Wandbereich einer Zelle erfolgte.
- F 2 ca. 95  $\mu$ . Unregelmäßig gebuchtete, sehr dünnwandige, in ihrer Größe verändernde, Zellen; Calciumcarbonat-Einlagerung sich auf den ganzen Bereich F 2, von der Epidermis bis zum Fruchtwandparenchym, erstreckend; zwischen den großlumigen Zellen gelegene Ansammlungen kleiner Lumina (blasige Strukturen) wohl Zellwandbildungen darstellend. Analog F 1 nur bei Schnittführung durch den Zellwandbereich.
- F 3 ca. 13  $\mu$ . Sich direkt, ohne allmählichen Übergang, an F 2 fügendes, vollkommen kollabiertes, Gefäße enthaltendes gelbes Fruchtwandparenchym.
- F 4 -
- An die Fruchtwand legt sich die Samenschale (kein Verwachsen mit F 3!).
- S 1 ca. 20  $\mu$ . Stark kollabiertes, gelbes Samenschalenparenchym mit lediglich im äußeren Randbereich vereinzelt auftretender Zellstruktur (Restepidermis); Kollabierung von außen nach innen zunehmend; damit korreliert Intensität des Gelbtones.

S 2 ca. 20  $\mu$ . Deutlich einzellreihiges, großzelliges, farbloses Endosperm.

Arnebia fimbriopetala Stocks (Abb. 20)

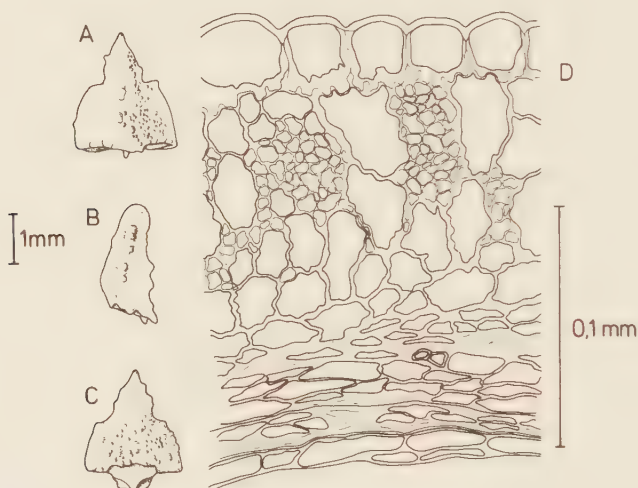


Abb. 20 - *Arnebia fimbriopetala*. -  
A. Klause, Bauchansicht. - B. Klause, Seitenansicht. - C. Klause, Rückenansicht. -  
D. Frucht- und Samenschale, Querschnitt.

Helmförmige, aufrechte, dreiseitige, nahezu trigonopyramidale, von der Mitte ab in eine abgesetzte Spitze auslaufende, olivgrüne bis hellbraune, glänzende Klausen; Bauch mit senkrechter, vorspringender Kante versehen. Rücken flach bis leicht konvex; niedriger, abgerundeter Kiel nur im Bereich der Klausenspitze, sowohl ventral als auch dorsal; dorsaler Kiel abgeplatteter und damit etwas breiter als ventraler Kiel; Oberfläche unregelmäßig, spärlich warzig, vereinzelte große Warzen, diese dorsal abgeplattet, meist elliptisch, mit kleinen Warzen alternierend; breite, dreieckige (Grund-

linie konvex), basale, schräge, von ventral nach dorsal leicht ansteigende rauhe Anheftsstelle mit kleinem, den Funiculuskanal führendem Anhängsel; flache Gynobasis mit aneinanderstoßenden, dreieckigen (Grundlinie konvex) Anheftstellen; drei oder vier ausgereifte Klausen.

Maße: L.: 2,2 mm; B.: 2,0 mm; D.: 1,1 mm.

Ca ++

- F 1 ca. 25  $\mu$ . Epidermis mit regelmäßigen, meist quadratischen, an der Basis gebuchteten und mit Zellulose-Ab lagerungen versehenen, mit Calciumcarbonat vollständig ausgefüllten Zellen.
- F 2 ca. 100  $\mu$ . Unregelmäßig angeordnete, gebuchtete, im äußeren Bereich große, hochprismatische, im inneren kleinere, quadratische bis langgestreckt rechteckige Zellen, kontinuierlich in F 3 übergehend; blasige Strukturen wie bei *Arnebia tetrastigma*, von außen nach innen abnehmend; Calciumcarbonat-Einlagerungen lediglich die beiden innersten Zellreihen nicht erfassend.
- F 3 ca. 13  $\mu$ . Gelb gefärbtes, kollabiertes, Gefäße enthaltendes Fruchtwandparenchym.
- F 4 ca. 15  $\mu$ . Großzellige, dünnwandige, farblose, parenchymatische Schicht, beim Freipräparieren der Samenschale sehr leicht zerreißend.

Samenschale der Fruchtwand anliegend, jedoch nicht mit dieser verwachsen.

- S 1 ca. 13  $\mu$ . Farbloses, leicht kollabiertes, parenchymatisches Gewebe, Zellstrukturen teilweise gut erkennbar, zu S 2 mit einer gelb gefärbten, ca. 1  $\mu$  dicken inneren Cuticula abschließend.
- S 2 ca. 13  $\mu$ . Einzellreihiges, großzelliges, farbloses Endosperm.

Arnebia griffithii Boiss. (Abb. 21)

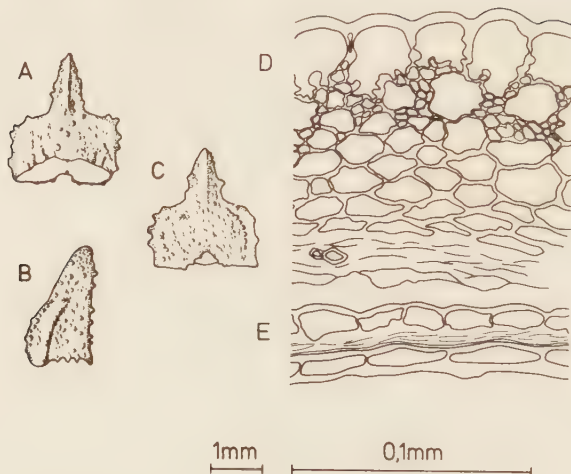


Abb. 21 - *Arnebia griffithii*. -  
A. Klause, Bauchansicht. - B. Klause, Seitenansicht. - C. Klause, Rückenansicht. -  
D. Fruchtwand, Querschnitt. - E. Samenschale, Querschnitt.

Trigono-pyramidale, aufrechte, von der Mitte ab in eine abgesetzte Spitze auslaufende, dunkelbraune, glänzende Klausen; Bauch mit senkrechter, vorspringender Kante versehen, Rücken durch basale Einkerbungen umgekehrt herzförmig, abgeschrägt, leicht konvex; schwach ausgeprägter Kiel nur im Bereich der Klausenspitze, sowohl ventral als auch dorsal; Oberfläche unregelmäßig, spärlich warzig, vereinzelte große Warzen mit kleinen Warzen alternierend; breite, dreieckige, basale, verhältnismäßig flache, rauhe Anheftstelle; flache Gynobasis mit vier, voneinander durch einen linsenförmigen Spalt getrennte Anheftstellen, vier ausgereifte Klausen tragend.

Maße: L.: 2,4 mm; B.: 2,1 mm; D.: 1,3 mm.

Ca ++

- F 1 ca. 28  $\mu$ . Epidermis mit regelmäßigen, meist quadratischen, an der Basis gebuchteten, mit Calciumcarbonat vollständig ausgefüllten Zellen.
- F 2 ca. 67  $\mu$ . Unregelmäßig angeordnete, gebuchtete, große Zellen des äußeren Bereiches in regelmäßig auftretende, langgestreckt rechteckige Zellen, im innersten Bereich gelb gefärbte Zellwände aufweisend, übergehend; blasige Strukturen auf den äußeren Bereich von F 2 beschränkt; Calciumcarbonat-Einlagerung sich auf den gesamten Bereich, von der Epidermis bis zum Fruchtwandparenchym, erstreckend.
- F 3 ca. 13  $\mu$ . Gelbes, vollkommen kollabiertes, Gefäße enthaltendes Fruchtwandparenchym.
- F 4 ca. 10  $\mu$ . Zerrissenes, farbloses, parenchymatisches Gewebe.
- S 1 ca. 17  $\mu$ . Gelb gefärbtes, kollabiertes Samenschalenparenchym zu S 2 mit einer gelb gefärbten, ca. 1  $\mu$ . dicken inneren Cuticula abschließend, mit deutlich abgesetzter Epidermis.
- S 2 ca. 13  $\mu$ . Einzellreihiges, großzelliges, farbloses Endosperm.

Arnebia guttata Bunge (Abb. 22)

Aufrechte, dreiseitige (Grundlinie konvex), leicht trigonopyramidale, von der Mitte ab in eine abgesetzte Spitze auslaufende, graue oder olivgrüne, leicht glänzende, an der Basis die größte Breite aufweisende Klausen; Bauch mit senkrechter, vorspringender Kante, Rücken konvex; schwach ausgeprägter Kiel, dorsal nur im Bereich der Klausenspitze, ventral die Anheftstelle nahezu erreichend; Oberfläche mit unterschiedlich großen, meist zugespitzten Warzen besetzt; drei-

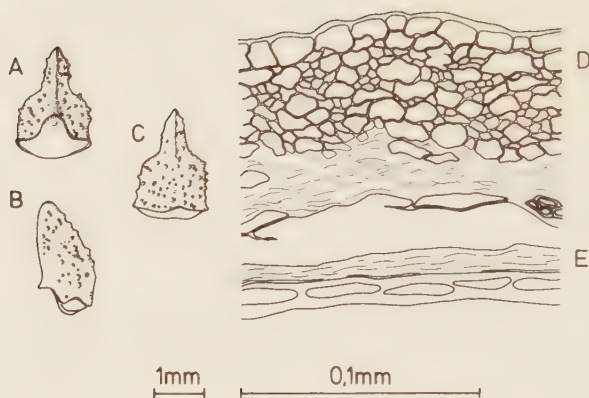


Abb. 22 - *Arnebia guttata*. - A. Klause, Bauchansicht. - B. Klause, Seitenansicht. - C. Klause, Rückenansicht. - D. Fruchtwand, Querschnitt. - E. Samenschale, Querschnitt.

eckige (Grundlinie leicht konvex), basale, große, rauhe Anheftstelle, an der Griffelseite eine nach oben gerichtete, nahezu quadratische, an *Arnebia tetrastigma* erinnernde Ausbuchtung bildend; im Zentrum pyramidale Gynobasis mit vier dicht aneinanderstoßenden, vertieften Anheftstellen; vier ausgereifte Klauen.

Maße: L.: 2,1 mm; B.: 1,5 mm; D.: 1,1 mm.

Ca +

- F 1 ca. 10  $\mu$ . Epidermis mit rechteckigen, länglichen, dünnwandigen, mit Calciumcarbonat vollständig ausgefüllten Zellen.
- F 2 ca. 28  $\mu$ . Ungleichmäßig geformte, ovale bis rechteckige, große Zellen, zwischen diesen ein "Geflecht" von kleinen Lumina und Buchten (Zellwandbildungen); diese Blasenstruktur sich auf den gesamten Bereich F 2 erstreckend, außerdem dichter gepackt als bei den bisher angeführten *Arnebia*-arten; Calciumcarbonat-Einlagerung die beiden innersten Zellreihen nicht erfassend.

- F 3 ca. 15  $\mu$ . Sich direkt an F 2 fügendes, stark kollabier-  
tes, hellgelbes, Gefäße enthaltendes Fruchtwandparenchym.
- F 4 ca. 10  $\mu$ . Nur stellenweise vorhandenes und dort zerris-  
senes, farbloses, parenchymatisches Gewebe.
- S 1 ca. 13  $\mu$ . Hellgelbe, stark kollabierte, strukturlose  
Schicht, innere Cuticula zum Endosperm nur stellenweise  
erkennbar.
- S 2 ca. 13  $\mu$ . Einzellreihiges, farbloses Endosperm.

Arnebia benthamii (Wall. ex G. Don) I. M. Johnston (Abb. 23)

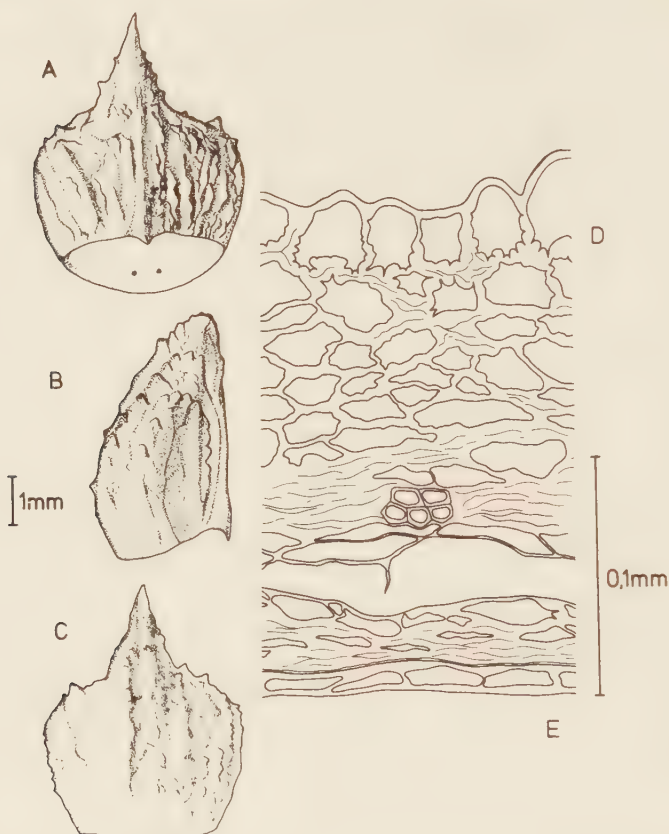


Abb. 23 - *Arnebia benthamii*. - A. Klause, Bauchansicht. - B. Klause, Seitenansicht. - C. Klause, Rückenansicht. - D. Fruchtwand, Querschnitt. - E. Samenschale, Querschnitt.

Aufrechte, plumpe, fast nicht mehr dreiseitige (Grundlinie stark konvex), im oberen Drittel zugespitzte, dunkelbraune, schwach glitzernde (Papillen!), in der Mitte die größte Breite aufweisende, zur Basis hin leicht verengte Klausen, Spitze leicht zum Griffel geneigt; Bauch gerade, Rücken konvex;

stark ausgeprägter Kiel, ventral von der Anheftstelle bis zur Spitze reichend, danach dorsal bis zur Klauenmitte weiterlaufend; dorsaler Kiel beidseits von je einer parallel verlaufenden Erhöhung begleitet; bizarr geformte, runzelige, besonders dorsal teilweise gezackte Oberfläche mit unzähligen, winzigen Papillen, jede einzelne identisch mit einer Epidermiszelle; große dreieckige (Grundlinie stark konvex), basale, rauhe, leicht berandete Anheftstelle, häufig mit zwei dorsalen, deutlich erkennbaren Befestigungsmalen versehen; flache, rauhe Gynobasis mit nur einer Anheftstelle; eine reife Klause.

Maße: L.: 4,8 mm; B.: 4,0 mm; D.: 2,8 mm.

Ca ++

- F 1 ca. 30  $\mu$ . Epidermis mit quadratischen bis hochprismatischen, selten länglich rechteckigen, zur Oberfläche gewölbten, basal getüpfelten und daher gebuchteten, mit Calciumcarbonat vollständig ausgefüllten Zellen.
- F 2 ca. 55  $\mu$ . Ungleichmäßig geformte, meist elliptische Zellen, mit verhältnismäßig dicken, gelb gefärbten Zellwänden. Gesamte F 2-Schicht mit Calciumcarbonat inkrustiert.
- F 2 ca. 43  $\mu$ . Stark kollabierte, gelb gefärbte, Gefäße führende Schicht, vereinzelt noch gut ausgebildete, große Zellen sichtbar.
- F 4 ca. 25  $\mu$ . Großzelliges, farbloses, zerrissenes, parenchymatisches Gewebe.
- S 1 ca. 30  $\mu$ . Gelb gefärbte, von außen nach innen immer stärker kollabierte Schicht, mit deutlicher innerer Cuticula. Innerste Region am intensivsten gefärbt.
- S 2 ca. 13  $\mu$ . Einzellreihiges, farbloses Endosperm.

Arnebia densiflora Ledeb. ex Nordmann (Abb. 24)

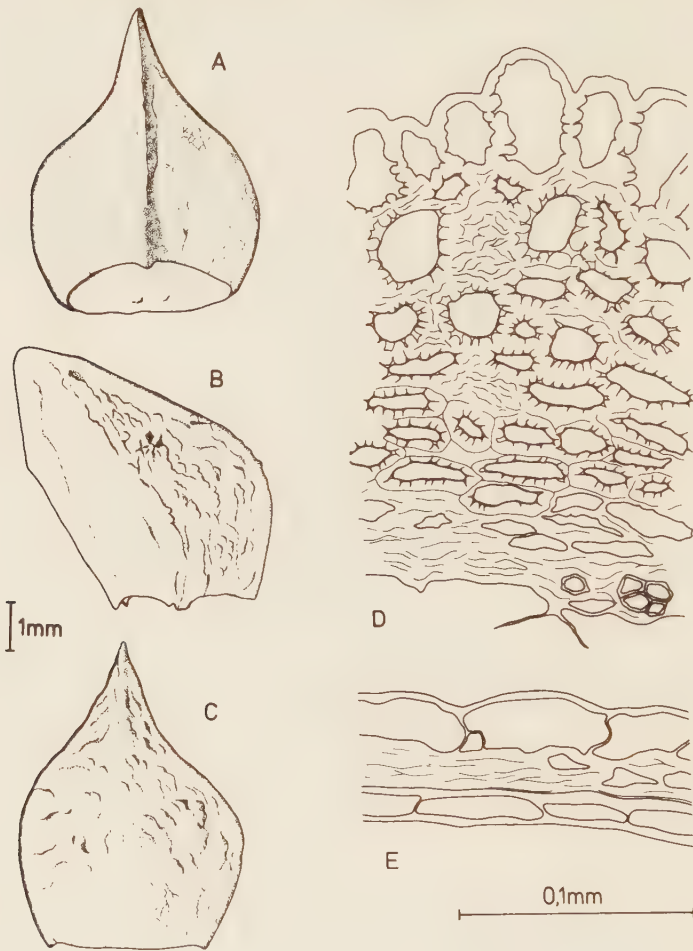


Abb. 24 - *Arnebia densiflora*. - A. Klause, Bauchansicht. - B. Klause, Seitenansicht. - C. Klause, Rückensicht. - D. Fruchtwand, Querschnitt. - E. Samenschale, Querschnitt.

Annähernd kugelförmige, im oberen Drittel zugespitzte, aufrechte, plumpe, graue, schwach glitzernde (Papillen!), in der Mitte die größte Breite aufweisende Klausen; Spitze dem Griffel zugeneigt; Bauch gerade, Rücken konvex; stark ausgeprägter, ventraler Kiel, dorsal nur im Bereich der Spitze angedeutet; runzelige Oberfläche (dorsal stärker ausgeprägt

als ventral), mit unzähligen, winzigen Papillen, jede einzelne identisch mit einer Epidermiszelle; gleichschenkelig dreiseitige (Grundlinie stark konvex, Schenkel konkav), basale, rauhe Anheftstelle, mit zwei dorsalen, deutlich erkennbaren Befestigungsmalen; flache, rauhe Gynobasis, mit nur einer Anheftstelle, eine reife Klause tragend.

Maße: L.: 6,0 mm; B.: 4,7 mm; D.: 3,5 mm.

Ca ++

- F 1 ca. 50  $\mu$ . Epidermis mit meist hochprismatischen, zur Oberfläche gewöbten, getüpfelten, mit Calciumcarbonat vollständig ausgefüllten Zellen.
- F 2 ca. 120  $\mu$ . Dickwandige Sklerenchymschicht mit unterschiedlich großen, vielfältig geformten, hochprismatischen bis länglich rechteckigen, stark getüpfelten, mit Calciumcarbonat ausgefüllten Zellen; diese im inneren Bereich fast ausschließlich langgestreckt mit kurzen Tüpfeln und stellenweise noch deutlich erkennbarer Mittellamelle.
- F 3 ca. 30  $\mu$ . Stark kollabierte, gelb gefärbte, Gefäße führende Schicht. Im Übergangsbereich F 2 - F 3 vereinzelt noch gut ausgebildete Zellen erkennbar.
- F 4 ca. 30  $\mu$ . Farbloses, zerrissenes, parenchymatisches Gewebe.
- S 1 ca. 40  $\mu$ . Zur Fruchtwand hin durch eine einzige Reihe großer, langgestreckter, manchmal auch zusammengedrückter Zellen abschließende Schicht (Epidermis), im restlichen Bereich vollkommen kollabiert, hellgelb gefärbt; innere Cuticula stellenweise sichtbar.
- S 2 ca. 18  $\mu$ . Einzellreihiges, farbloses Endosperm.

Arnebia decumbens (Vent.) Coss. & Kral. ssp. decumbens (Abb. 25)

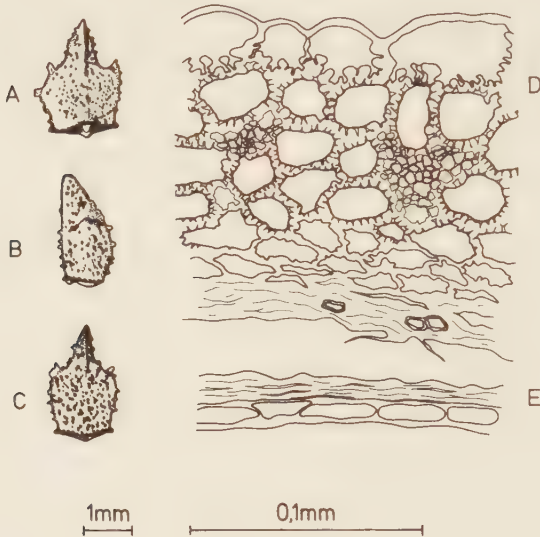


Abb. 25 - *Arnebia decumbens*. ssp. *decumbens* -  
A. Klause, Bauchansicht. - B. Klause, Seitenan-  
sicht. - C. Klause, Rückenansicht. - D. Frucht-  
wand, Querschnitt. - E. Samenschale, Querschnitt.

Aufrechte, gerade, dreiseitige (Grundlinie konvex), braune bis graue, schwach glänzende, in der Mitte die größte Breite aufweisende, zur Basis hin leicht verengte Klausen, das obere Drittel aus einer deutlich abgesetzten Spitze bestehend; Bauch gerade, kantig vorspringend, Rücken leicht konvex; niedriger, schmaler Kiel sowohl ventral als auch dorsal im Bereich der Klausenspitze, ventral in seltenen Fällen die Anheftstelle sogar erreichend; Oberfläche spärlich bis reichlich warzig, einige große, randständige Warzen der Rückenseite sich besonders deutlich abhebend; dreiseitige (Grundlinie leicht konvex), breite, basale, gerade, sehr rauhe, mit einem schmalen, warzenbedeckten Rand versehene Anheftstelle, mit zwei kuppelförmigen Vorsprüngen, davon der ventrale, den Funiculuskanal führend, der zentrale offenbar zur Klausenbe-

festigung dienend; leicht pyramidale, rauhe Gynobasis mit vier dicht aneinanderstoßenden, je zwei Löcher tragenden, dreiseitigen (Grundlinie konvex) Anheftstellen, jede eine ausgereifte Klause tragend, davon eine auch im vollständig ausgereiften Zustand nur schwer entfernbar.

Maße: L.: 2,2 mm; B.: 1,5 mm; D.: 1,1 mm.

Ca ++

- F 1 ca. 13  $\mu$ . Epidermis mit quadratischen bis länglich rechteckigen, zur Oberfläche gewölbten, an der Basis mit deutlichen Tüpfelarmen versehenen, mit Calciumcarbonat vollständig ausgefüllten Zellen.
- F 2 ca. 65  $\mu$ . Dickwandige Sklerenchymschicht mit unterschiedlich großen, vielfältig geformten, meist jedoch elliptischen, mit Calciumcarbonat ausgefüllten, im äußeren Bereich stark getüpfelten Zellen; Zellwandstärke nach innen zu abnehmend; grießelige und blasige Wandstrukturen erkennbar.
- F 3 ca. 18  $\mu$ . Gelb gefärbtes, nur leicht kollabiertes, Gefäß führendes Fruchtwandparenchym. Fließender Übergang zwischen F 2 und F 3.
- F 4 ca. 12  $\mu$ . Farbloses, meist zerrissenes parenchymatisches Gewebe.
- S 1 ca. 12  $\mu$ . Stark kollabiertes, parenchymatisches Gewebe, mit einem gelb gefärbten Streifen zu S 2 abschließend.
- S 2 ca. 12  $\mu$ . Einzellreihiges, großzelliges Endosperm.

Arnebia nobilis Rech. f. (Abb. 26)

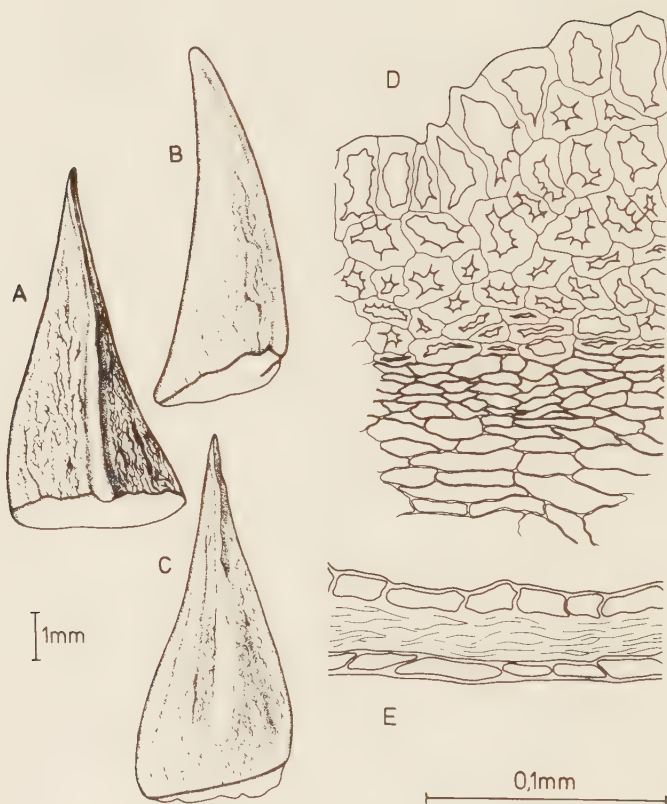


Abb. 26 - *Arnebia nobilis*. - A. Klause, Bauchansicht. -  
 B. Klause, Seitenansicht. - C. Klause, Rückenansicht. -  
 D. Fruchtwand, Querschnitt. - E. Samenschale, Querschnitt.

Aufrechte, nahezu kegelförmige, gekrümmte, hellgraue, schwach glänzende, direkt über der Basis die größte Breite aufweisende Klausen; Bauch leicht konvex, Rücken gerundet, konkav; ziemlich breiter, zur Spitze hin sich verjüngender, ventraler Kiel;

im oberen Klausendrittel noch deutlich erkennbarer dorsaler Kiel in eine, sich zur Basis hin verbreiternde Erhebung auslaufend; dorsal besonders stark längsgefurchte, unregelmäßig und leicht gerunzelte Oberfläche mit winzigen, zugespitzten Warzen; breite, leicht schräge, basale, halbkreisförmige Anheftstelle; Gynobasis leicht pyramidal, in der Regel eine einzige reife Klausen ausbildend.

Maße: L.: 7,5 mm; B.: 3,5 mm; D.: 2,8 mm.

Ca +

- F 1 ca. 30  $\mu$ . Dickwandige, hochprismatische, großlumige, sklerenchymatisierte, mit Calciumcarbonat vollständig ausgefüllte Epidermiszellen, die kleinwarzige Oberfläche ausbildend. Zellbegrenzungen gut erkennbar.
- F 2 ca. 70  $\mu$ . Stark sklerenchymatisierte, sehr dünnwandige, mit deutlich ausgebildeten Tüpfelkanälen versehene, vielfältig geformte Zellschicht (Steinzellen), Zellaußenwände (Mittellamelle) klar erkennbar; Calciumcarbonat-Einlagerungen nur im Bereich von Runzeln die beiden äußeren Steinzellreihen erfassend.
- F 3 ca. 18  $\mu$ . Nur geringfügig zusammengedrückte, gelbgrün gefärbte, Gefäße enthaltende Parenchymschicht.
- F 4 ca. 30  $\mu$ . 4 - 5 reihiges, dünnwandiges, großzelliges, farbloses, parenchymatisiertes Gewebe.
- S 1 ca. 30  $\mu$ . Zur Fruchtwand hin durch eine einzige Reihe großer, meist langgestreckter Zellen abschließende Schicht (Epidermis), im restlichen Bereich vollkommen kollabiert, hellgelb gefärbt.
- S 2 ca. 10  $\mu$ . Einzellreihiges, farbloses Endosperm.

Arnebia euchroma (Royle) I. M. Johnston ssp. euchroma Riedl

Aufrechte, graubraune, glitzernde (Papillen!), in der Mitte die größte Breite aufweisende und von dort in eine mächtige Spitze auslaufende Klausen; Bauch gerade, im oberen Drittel häufig konvex, Rücken konvex; ventraler und dorsaler Kiel stark hervortretend, dorsal die Anheftstelle nicht ganz erreichend; zerklüftete Oberfläche mit tiefen Furchen, Vertiefungen und dazwischenliegenden, abgerundeten Erhebungen, diese zahllose, winzig kleine, glänzende Papillen tragend; dreiseitige (Grundlinie konvex), rauhe, schräge Anheftstelle mit zwei Befestigungsmalen; Gynobasis gewöhnlich eine einzige reife Klause tragend und dementsprechend nur eine Anheftstelle ausbildend.

Maße: L.: 5,2 mm; B.: 3,1 mm; D.: 1,0 mm.

Ca +

- F 1 ca. 40  $\mu$ . Hochprismatische bis quadratische, nach oben zugespitzte und dadurch die Papillen ausbildende, großlumige, mit Calciumcarbonat vollständig ausgefüllte Epidermiszellen; Zellaußenwand nur selten erkennbar.
- F 2 ca. 180  $\mu$ . Stark sklerenchymatisierte, sehr dickwandige, mit deutlich ausgebildeten Tüpfelkanälen versehene, vielfältig geformte Zellschicht (Steinzellen); Zellaußenwände (Mittellamelle) klar erkennbar; Calciumcarbonat-Einlagerung auf die äußerste Steinzellenreihe beschränkt.
- F 3 ca. 60  $\mu$ . Nur leicht kollabierte, gelb gefärbte, Gefäße enthaltende Parenchymschicht.
- F 4 nur stellenweise Reste des großzelligen, dünnwandigen, farblosen Gewebes erkennbar.

S 1 ca. 60  $\mu$ . Mehrreihiges, parenchymatisches Gewebe, an der Grenze S 1 - S 2 vollständig kollabiert und hellgelb gefärbt, mit gut erkennbarer innerer Cuticula.

S 2 ca. 20  $\mu$ . Einzellreihiges, farbloses Endosperm.

Die von Riedl (1962 a, 1971) um einige Vertreter erweiterte, schließlich ca. 30 Arten enthaltende Gattung *Arnebia* bereitete in ihrer Abgrenzung zu *Lithospermum* schon immer beträchtliche Schwierigkeiten. Im Zusammenhang mit dieser Problematik sei auf die Veröffentlichungen von Johnston (1952, 1953 a, 1954a) Popov (1953), Kitamura (1960, 1964, 1966) und Riedl (1962 a, 1964, 1971) verwiesen.

Nach Johnston (1952b) liegt das gravierendste Merkmal zur Unterscheidung von *Lithospermum* in der Ausgestaltung des Pollens beider Gattungen. Danach zeigen die Pollenkörner der Gattungen *Arnebia* (incl. der ehemals eigenständigen Gattung *Macrotomia*) und *Stenosolenium* zwei, jeweils den beiden Polen genäherte Porenreihen, während alle anderen *Lithospermeen* lediglich eine Porenreihe besitzen. Ebenso sind die beiden Pollenhälften bei *Arnebia* immer symmetrisch, während sie bei den übrigen *Lithospermeen* von symmetrisch bis meist asymmetrisch variieren. Die sehr breiten Furchen und die sich bandförmig abhebende, warzig strukturierte Exine des Pollenmittelsbereiches sind weitere charakteristische Merkmale des *Arnebia*-Pollens. Die Arbeiten von Avetisian (1956) und Huynh (1971) sollen hier als weitere Bestätigung angeführt werden. Meine Pollenuntersuchungen bei *A. euchroma* ssp. *euchroma*, *A. tetrastigma* und *A. fimbriopetala* zeigen ebenfalls den besprochenen, charakteristischen *Arnebia*-Typ. Die Eigenständigkeit der Gattung *Arnebia* betrachte ich demnach und vor allem nach stichprobenartigen Pollenanalysen der Gattungen *Lithospermum*, *Lithodora* und *Buglossoides*, die den einheitlichen *Lithospermeen*-Pollentyp ergaben, als gegeben.

Ausgehend von der Tatsache, daß *Arnebia* zu *Lithospermum* sehr nahe verwandt ist, überrascht die Variabilität der Gattung

im Bereich der Fruchtmorphologie und -anatomie. Die oben dargestellten Arten geben einen Überblick. Morphologisch hebt sich dabei besonders *Arnebia tetrastigma*, bei Johnston (1954 a) die monotypische Sektion *Arnebia*, bei Riedl (1962 a) die monotypische Untergattung *Arnebia* bildend, mit ihrer für *Lithospermeen* äußerst eigenartigen Klausenform heraus. Die ungewöhnlich geformten Früchte mit der planen bis leicht konkaven Außen- und der konvexen, ungekielten Innenseite zeigen fruchtanatomisch gleichsam das bei *Lithospermum officinale* in der Embryologie dargestellte Anfangsstadium der Sklerenchymatisierung. Die extrem dünnwandige F 2-Schicht mit ihren blasig strukturierten Zellwänden ist entwicklungsmäßig am Beginn der Sklerenchymatisierung stehengeblieben. Zur Fruchtwandstabilisierung dient hier lediglich die intensive Kalkeinlagerung. Annähernd gleich verhalten sich *A. nobilis*, *A. griffithii* und *A. fimbriopetala*. Die etwas dickeren Zellwände der Epidermis und der F 2-Schicht ändern nichts an der prinzipiell gleichen Struktur. *A. decumbens* stellt fruchtanatomisch einen Übergangstyp (Blasenstruktur und leichte Sklerenchymatisierung) zur Gruppe der dickwandigen, teilweise stark sklerenchymatisierten, fast vollständig den *Lithospermum*-Typ verkörpernden *Arnebien*, wie *A. benthamii*, *A. euchroma* usw. dar. Mit Zunahme der Zellwandstärke, d.h. der Intensität der Sklerenchymatisierung nimmt die Menge des eingelagerten Kalkes ab. Im Vergleich von beispielsweise *A. benthamii* und *A. nobilis* wird dies deutlich. Eine Verbindung der *Arnebia*-Arten mit Blasenstruktur zur fruchtanatomisch fast gleichgestalteten Art *Buglossoides tenuiflora* läßt sich nicht darstellen. *B. tenuiflora* besitzt zwar ähnliche Zellwände mit Blasenstruktur, jedoch wird eine engere Verbindung zu *Arnebia* durch die Struktur des Pollens ausgeschlossen. Eine ihrer Variabilität wegen denkbare, detaillierte Aussage über die systematische Gliederung der Gattung *Arnebia* durch fruchtanatomische Befunde kann selbstverständlich erst nach der Untersuchung sämtlicher *Arnebia*-Arten gegeben werden. Ein solches Unterfangen würde aber den Rahmen dieser Arbeit sprengen. Doch auch die behandelten neun Arten lassen eine

erste Gliederung der Gattung in drei Gruppen zu, die sich eng an die Aufteilungen von Johnston (1954 a) und Riedl (1962 a, 1964, 1971) anlehnen:

- 1) *A. tetrastigma*
- 2) *A. guttata*, *A. griffithii*, *A. fimbriopetala*, *A. decumbens*.
- 3) *A. benthamii*, *A. densiflora*, *A. euchroma*, *A. nobilis*.

Dabei erweist sich Gruppe 1, bestehend aus der einzigen Art *A. tetrastigma* als besonders isoliert. Weiters muß man feststellen, daß die zweite Gruppe, bestehend aus annuellen und perennen Arten mit schuppigem Ring in der Korolle, nach Riedl (1971) ein Kennzeichen der Untergattung *Strobila*, auch frucht-anatomisch und -morphologisch, bis auf einige Differenzierungen, zusammenpassen (Höckerform, Klausenoberfläche, Blasenstruktur der Fruchtwand; *A. guttata* erinnert, was die Ausgestaltung der Anheftstelle anbelangt, an *A. tetrastigma*).

Die dritte Gruppe aus perennierenden Arten ohne Korollenring, nach Riedl (1971) zur Untergattung *Macrotomia* gehörend, zeigt eindeutig lithospermoiden Charakter im Fruchtwandaufbau. Auffallend ist hier die bei *A. euchroma* und *A. nobilis* auftretende, deutliche Ausbildung der Mittellamelle im gesamten Sklerenchymbereich, die sonst bei den Lithospermeen auf den Kiel- und Anheftstellenabschnitt beschränkt ist.

Die morphologisch mehr der Kugelform ähnlichen Klausen der dritten Gruppe zeigen auch in der Oberflächenausbildung gewisse Gemeinsamkeiten (runzelig, winzige Papillen).

Ob sich nun diese drei Gruppen auch nach den karpologischen Untersuchungen der restlichen Arten aufrecht erhalten lassen und wie diese Gruppen systematisch zu stellen sind (Aufteilung in Sektionen, Untergattungen oder gar drei Einzelgattungen mit der monotypischen Gattung *Arnebia*, bestehend aus *A. tetrastigma*, und der neuerlichen Abtrennung der Gattung *Macrotomia*), wäre das Ziel einer wünschenswerten Revision der gesamten Gattung, basierend nicht zuletzt auf den anatomischen Merkmalen.

Die in der Literatur nie bestrittene Zugehörigkeit der Gattung *Arnebia* zu den *Lithospermeae* wird auch durch die zwar variable, aber dennoch dem *Lithospermum*-Typ entsprechende Fruchtanatomie bestätigt. Der Verzicht auf die Sklerenchymatisierung der F 2-Schicht und der Epidermis und die damit korrelierte Mehreinlagerung von Kalk stellt eine Entwicklungsmöglichkeit innerhalb der *Lithospermeae* dar, die bei einzelnen Arten und Artengruppen wahrgenommen wird.

Zu erwähnen ist in diesem Zusammenhang, daß sich die später noch zu behandelnden Gattungen *Echiochilon*, *Sericostoma* und *Megastoma* im Hinblick auf ihre Fruchtwandanatomie, ähnlich wie *Buglossoides tenuiflora*, der zweiten *Arnebia*-Gruppe gleichen, ohne daß sie sonst mit *Arnebia* in engeren Zusammenhang gebracht werden könnten.

Echioides Ortega

Echioides longiflorum (C. Koch) I. M. Johnston (Abb. 27)

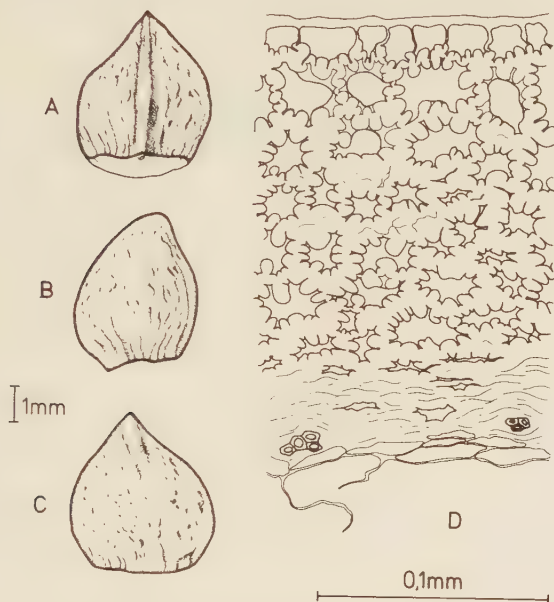


Abb. 27 - *Echioides longiflorum* - A. Klause, Bauchansicht. - B. Klause, Seitenansicht. - C. Klause, Rückenansicht. - D. Fruchtwand, Querschnitt.

Große, eiförmige, plumpe, leicht asymmetrische, gelbbraune, bräunlich marmorierte, nur schwach glänzende Klausen mit kurzer Spitze; breiter, weit vorspringender, ventraler Kiel, dorsal nur im Spitzenbereich eine leichte Erhebung feststellbar; Oberfläche glatt bis leicht wellig, an den braun marmorierten Stellen leicht eingesenkt; breite, ebene, basale, be-  
randete Anheftstelle; flache Gynobasis mit dicht beieinanderstehenden, durch eine schmale Rinne getrennte Anheftstellen; ein bis zwei Klausen ausgereift.

Maße: L.: 4,3 mm; B.: 3,8 mm; D.: 3,0 mm.

Ca +

- F 1 ca. 13  $\mu$ . Quadratische bis rechteckig langgestreckte, inkrustierte, dünnwandige, nur an der Basis mit Tüpfelarmen versehene Epidermiszellen.
- F 2 ca. 60  $\mu$ . Sklerenchymschicht mit von außen nach innen in der Größe abnehmenden Zellumina; breite Tüpfelkanäle; nur die ersten beiden Zellreihen inkrustiert, restliche Reihen braune Lumina aufweisend; deutlich ausgebildete Zelluloseringe.
- F 3 ca. 30  $\mu$ . Kollabiertes, gelb gefärbtes Fruchtwandparenchym.
- F 4 ca. 30  $\mu$ . Großzelliges, farbloses, meist zerrissenes Gewebe.
- S 1 ca. 40  $\mu$ . Kollabiertes, gelbes Parenchym, kaum Zellstruktur erkennbar; ca. 6  $\mu$  dicker, gelber Abschlußstreifen zu S 2.
- S 2 ca. 13  $\mu$ . Einzellreihiges Endosperm.

*Arnebia longiflora* C. Koch, von Johnston (1954a) zu *Echioides longiflorum* (C.Koch) Johnston umkombiniert, stellt nach Johnston die einzige Art der in Armenien, im Kaukasus und dem angrenzenden Nord-Iran beheimateten Gattung *Echioides* dar. Die nahe Verwandtschaft und die Abgrenzung der Gattung zu *Arnebia* einerseits und zu *Lithospermum* andererseits wird von Johnston (1954a) ausführlich diskutiert. Schon die Vielzahl der dort angeführten Synonyme weist auf die taxonomisch problematische Stellung dieser Gattung hin, deren Selbständigkeit jedoch von Riedl (1971) bestätigt wird.

In karpologischer Hinsicht zeigt sich anatomisch eindeutig der *Lithospermum*-Typ. Morphologisch weichen die Klausen lediglich in ihrer gelbbraunen, marmorierten, nur leicht glänzenden Oberfläche von den glänzenden, porzellanähnlichen Früchten der Gattung *Lithospermum* ab, der *Echioides* näherstehen dürfte als der Gattung *Arnebia*.

Stenosolenium Turcz

Stenosolenium saxatile (Pallas) Turcz. (Abb. 28)



Abb. 28 - *Stenosolenium saxatile*. -  
A. Klause, Bauchansicht. - B. Klause,  
Seitenansicht. - C. Klause, Rückenansicht.

Im  $40 - 45^{\circ}$  - Winkel geneigter, birnenförmiger, zugespitzter, seitlich befestigter, auf einem breiten, kräftigen, ausgehöhlten Fuße sitzender, brauner bis grauer, glänzender Klau senkörper; kurzer, schmaler, ventraler Kiel, nur bis zum Stielansatz reichend, dorsaler Kiel nur im Bereich der Spitze schwach ausgebildet oder gänzlich fehlend; Oberfläche unterschiedlich stark warzig (neben Exemplaren mit einigen, vereinzelt stehenden großen Warzen, findet man solche, die zusätzlich mit vielen kleineren Warzen besetzt sind), zusätzlich löcherige Vertiefungen aufweisend; Befestigungsstiel bezüglich der Oberfläche immer gleich gestaltet (kleine, niedrige Warzen); Anheftstelle lateral, dreiseitig, hohl mit schmalem Rand (der von Johnston beschriebene Funiculuskanalverlauf ist zwar zutreffend, gestaltet sich aber bei Klausen mit wirklich basaler Anheftstelle genauso; der Kanal verläuft dort im Kiel und befestigt den Samen ebenfalls lateral; aus diesem Sachverhalt eine seitliche Befestigung abzuleiten ist daher nicht möglich); flache Gynobasis mit meist vier, dicht beieinanderstehenden Anheftstellen, jede mit einem Höcker ausgestattet und eine reife Klause tragend.

Maße: L.: 2,0 mm; B.: 1,8 mm; D.: 1,8 mm.

Ca ++

- F 1 ca. 18  $\mu$ . Meist quadratische, inkrustierte Epidermiszellen, verhältnismäßig dickwandig mit Zelluloseeringen.
- F 2 ca. 60  $\mu$ . Lithospermum-Sklerenchym, Zellumina nach innen in der Größe enorm abnehmend, nur die äußerste Reihe inkrustiert; diese Schicht ist hier für die Bildung der großen Warzen verantwortlich.
- F 3 ca. 15  $\mu$ . Gelbe Parenchymschicht, Gefäße führend, vollständig kollabiert.
- F 4 nur vereinzelt dünnwandige Gewebsfetzen erkennbar.
- S 1 ca. 15  $\mu$ . Vollständig kollabiertes, gelb gefärbtes Samenschalenparenchym mit zellulär erhaltener Epidermis und deutlich erkennbarem, ca. 1  $\mu$  dickem Begrenzungsstreifen.
- S 2 ca. 10  $\mu$ . Ein- bis zweizellreihiges Endosperm.

Die monotypische, in Ostasien verbreitete Gattung *Stenosolemium* zeigt nach Johnston (1954a) große Ähnlichkeit mit *Arnebia*. Als besonders auffällige Übereinstimmung erweist sich hier nach der bereits bei *Arnebia* beschriebene, mit dieser Gattung fast vollständig übereinstimmende, lediglich in der Porenzahl abweichende Pollen.

In karpologischer Hinsicht fällt besonders der für eine Lithospermee sehr abartige Klausenhabitus auf. Die Anatomie der untersuchten Art läßt aber keinen Zweifel an der von Johnston (1954a) ausführlich diskutierten Einordnung der Gattung in die Tribus der Lithospermeae entstehen.

Eine Aufklärung der Verwandtschaftsverhältnisse zu anderen Gattungen läßt sich mit den gewonnenen Befunden nicht durchführen.

Onosma L.

Onosma echioides L. (Abb. 29)

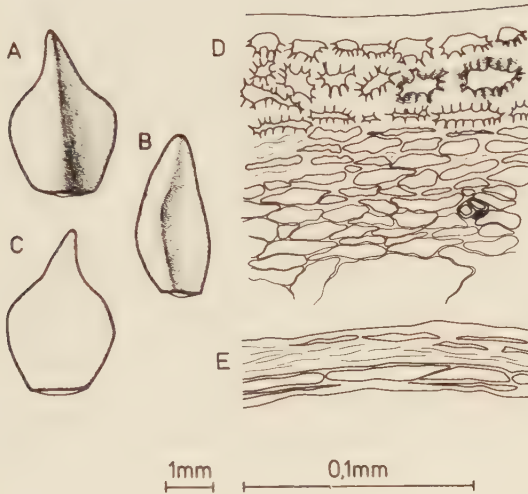


Abb. 29 - *Onosma echioides* - A. Klause, Bauchansicht. - B. Klause, Seitenansicht. - C. Klause, Rückenansicht. - D. Fruchtwand, Querschnitt. - E. Samenschale, Querschnitt.

Nahezu dreiseitige, zweisehulterige Klausen (dorsale Höcker nur schwach ausgebildet); leicht gebogene Spitze; kantig vorspringender, dennoch abgerundeter Bauch, Rücken konvex; ventraler Kiel zwar nicht deutlich abgesetzt, Bauchkante kann aber als Kiel bezeichnet werden; dorsaler Kiel fehlt; Oberfläche glatt, dunkelbraun, marmoriert, glänzend; dreiseitige, rauhe, flache Anheftstelle; Gynobasis flach, bis zu vier reife Klausen.

Maße: L.: 3,5 mm; B.: 2,2 mm; D.: 1,5 mm.

Ca ++

- F 1 ca. 20  $\mu$ . Basale, längliche bis quadratische Zellumina, vollkommen inkrustiert.
- F 2 ca. 70  $\mu$ . Typisches Lithospermum-Sklerenchym nur 2 - 3-zellreihig.
- F 3 ca. 25  $\mu$ . Großzelliges, verhältnismäßig dickwandiges Fruchtwandparenchym mit gelb gefärbten Zellwänden und Kalkeinlagerungen.
- F 4 ca. 25  $\mu$ . Farbloses, leicht kollabiertes, großzelliges Gewebe.
- S 1 ca. 18  $\mu$ . Nahezu vollständig kollabiertes, gelbes Samenschalenparenchym; intensivste Gelbfärbung (gelber, struktureloser Streifen) im Grenzbereich S 1/S 2.
- S 2 ca. 13  $\mu$ . Einzellreihiges, farbloses Endosperm, zweite Zellreihe nur noch in Form spaltförmiger Zellumina stellenweise erhalten.

Onosma frutescens Lam. (Abb. 30)

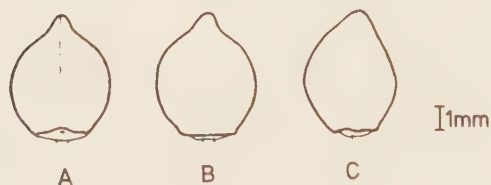


Abb. 30 - *Onosma frutescens*. - A. Klause, Bauchansicht. - B. Klause, Rückenansicht. - C. Klause, Seitenansicht.

Sehr große, plumpe, aufrechte, kugelförmige, dunkelbraune, glänzende Klausen mit kurzer abgerundeter Spitze; strichförmiger, ventraler, nur spärlich ausgebildeter Kiel, dorsal fehlend; Anheftstelle mit zwei, zur Funiculuskanal-Öffnung zusätzlichen Zapfen und einem schmalen, dunklen Rand; in die flache Gynobasis eingesenkte, von wulstartigen Rändern umgebene Anheftstellen; bis zu vier ausgereifte Klausen.

Maße: L.: 5,8 mm; B.: 4,2 mm; D.: 3,9 mm.

Ca +

- F 1 ca. 30  $\mu$ . Hochkantige Lithospermum-Epidermiszellen mit Kalkeinlagerung.
- F 2 ca. 300  $\mu$ . Dicke Lithospermum-Sklerenchymschicht, Calciumcarbonat-Inkrustierung auf die beiden äußersten Zellreihen beschränkt.
- F 3 ca. 50  $\mu$ . Gelbwandiges, Fruchtwandparenchym mit deutlicher Zellstruktur.
- F 4 vollkommen zerrissenes, großzelliges, farbloses Gewebe, der Samenschale eng anliegend.
- S 1 ca. 30  $\mu$ . Vollkommen kollabiertes Parenchym, Gelbfärbung nach innen allmählich zunehmend und an der Grenze zu S 2, als Folge der stärksten Verdichtung einen gelben, ca. 6  $\mu$  dicken Streifen bildend.
- S 2 ca. 10  $\mu$ . Einzellreihiges, farbloses Endosperm.

Die sehr große, mehr als hundert Arten umfassende Gattung *Onosma* weist auch heute noch keine befriedigende taxonomische Gliederung auf. Trotz der neueren Arbeiten von Johnston (1932), Popov (1950), Riedl (1962) und Teppner (1971, 1974) dürfte eine umfassende Revision der gesamten Gattung noch einige Zeit in Anspruch nehmen. Die in der Literatur als gesichert geltende Stellung der Gattung in der Tribus Lithospermeae wird durch meine Untersuchungen bestätigt. Die meist glatten, seltener warzigen oder faltigen Klausen folgen in ihrem inneren Aufbau vollkommen dem Lithospermum-Typ, wie auch aus den Untersuchungen von Berman (1926) ersichtlich ist. Eng verwandte Gattungen sind nach Johnston (1954a) *Maharanga*, *Cystistemon*, *Vaupelia* und *Podonosma*.

Die durch Johnston (1954 a) von *Onosma* wegen unterschiedlicher Korolla-, Kelch-, und Pollenmerkmale abgetrennte, neun

Arten umfassende Gattung *Maharanga* konnte fehlenden Materials wegen nicht karpologisch untersucht werden. Ihre Stellung innerhalb der *Lithospermeae* wird aufgrund der von Johnston (1954 a) beschriebenen Merkmale als gesichert angenommen.

Dasselbe gilt für die von Riedl (1961) aufgestellte, monotypische Gattung *Chorianta*, die seiner Meinung nach *Onosma* sehr nahe steht. Am Typusexemplar des Herbariums der Royal Botanic Gardens in Kew befinden sich keine ausgereiften Früchte.

Vaupelia Brand

Vaupelia heliocharis (S. Moore) Brand (Abb. 31)

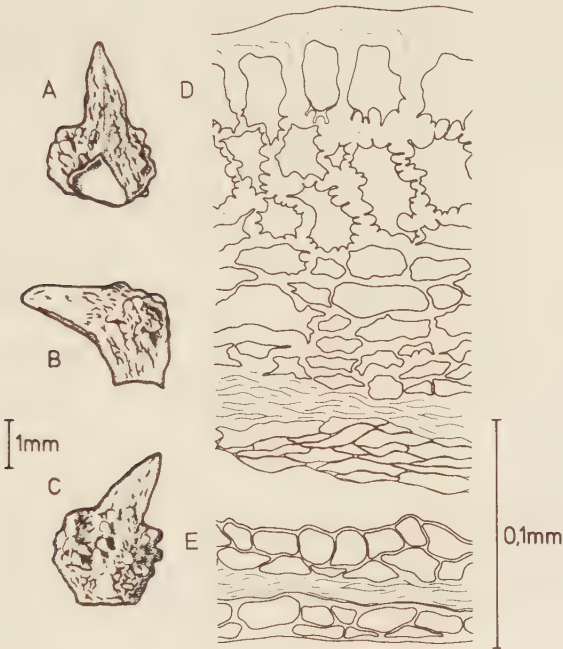


Abb. 31 - *Vaupelia heliocharis* - A. Klause, Bauchansicht. - B. Klause, Seitenansicht. - C. Klause, Rückenansicht. - D. Fruchtwand, Querschnitt. - E. Samenschale, Querschnitt.

In der Mitte im 90°- Winkel gebogene, goldbraune, glänzende Klausen mit lange ausgezogener, seitwärts geneigter Spitze und zwei dorsalen Höckern; deutlicher, ventraler, kantiger Kiel, dorsal nur unscheinbar, an dessen Stelle 3 - 4 riesige Warzen; grubig-wellige Oberfläche mit einzelnen, verhältnismäßig großen Warzen, besonders auf den dorsalen Höckern lokalisiert; dreiseitige, basale, konkave Anheftstelle; Gynobasis flach bis leicht pyramidal mit eng aneinanderliegenden Anheftstellen.

Maße: L.: 3,3 mm; B.: 2,1 mm; D.: 2,0 mm.

Ca +

- F 1 ca. 45  $\mu$ . Sehr große, quadratische bis hochkantig rechteckige, dickwandige, aber nicht sehr stark getüpfelte, inkrustierte Epidermiszellen, deren Abschlußwand zur Oberfläche eine Stärke von 15  $\mu$  erreichend.
- F 2 ca. 110  $\mu$ . Je nach Schnittstelle (mit oder ohne Warzen) unterschiedlich dicke und unterschiedlich viele Zellreihen aufweisende, nur leicht sklerenchymatisierte Zellschicht ohne Kalkeinlagerung und ohne Zelluloserinige, trotzdem sehr dickwandig.
- F 3 ca. 20  $\mu$ . Gelbes, kollabiertes Fruchtwandparenchym.
- F 4 ca. 25  $\mu$ . Sehr dünnwandiges, leicht kollabiertes farbloses Gewebe.
- S 1 ca. 30  $\mu$ . Samenschalenepidermis und anschließende zwei Zellreihen deutlich zellulär (eventuell unreife Frucht), restliches Gewebe nach innen zu verstärkt kollabiert, gelber ca. 3  $\mu$  dicker Streifen zu S 2 abschließend.
- S 2 ca. 15  $\mu$ . Einzellreihige, stellenweise zweizellreihige, durch Nährstoffe verschwommene Endospermschicht.

Das nicht in ausreichendem Maße vorhandene Material von *Cystistemon* und *Vaupelia* ließen bereits genauere Untersuchungen von Johnston (1954a) scheitern. Das für mich einzig greifbare Exemplar einer der acht *Vaupelia*-Arten (*V. heliocharis*), trug lediglich unvollständig ausgereifte Früchte. Die karpologischen Untersuchungen bestätigen bereits in diesem Stadium die Lithospermeen-Zugehörigkeit. Die Carbonat-Einlagerung der gebogenen Klausen ist noch auf die Epidermis beschränkt, die Sklerenchymatisierung nicht besonders stark ausgeprägt und die Samenschale nur schwach kollabiert.

Von der monotypischen Gattung *Cystistemon* stand kein Material zur Vergütung. Ich folge Johnstons Zuordnung zu den Lithospermeen.

Ancistrocarya Maxim.

Ancistrocarya japonica Maxim. (Abb. 32)

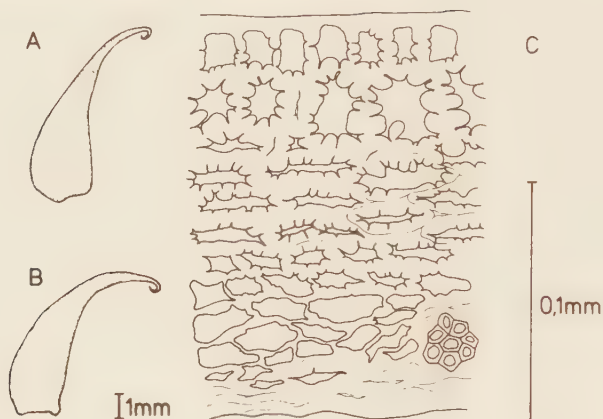


Abb. 32 - *Ancistrocarya japonica*. -  
A. Klause, Bauchansicht. - B. Klause,  
Seitenansicht. - C. Fruchtwand, Querschnitt.

Aufrechte, lange, asymmetrische, nach außen gebogene, kurz über der Basis die größte Breite aufweisende, graue, glänzende Klausen mit weit ausgezogener, zur Seite geneigter, am Ende hakenförmiger Spitze; nahtloser, kantig hervortretender, ventraler Kiel, dorsal fehlend; Oberfläche vollkommen glatt, porzellanähnlich; breite, die gesamte Basis einnehmende Anheftstelle mit zentraler Einsenkung und zusätzlicher, ventral gelegener Grube, in diese der Funiculuskanal einmündend; Gynobasis leicht pyramidal mit ein bis zwei berandeten Anheftstellen, kleine Erhebungen tragend.

Maße: L.: 6,0 mm; B.: 2,6 mm; D.: 2,2 mm.

Ca ++

F 1 ca. 70  $\mu$ . Sklerenchymschicht, davon äußerste Reihe aus sehr großlumigen (bis zu 25  $\mu$  hoch), meistens quadratischen, vollkommen inkrustierten Zellen bestehend; daran anschließend vier bis fünf Reihen langgestreckter Zellen

mit kleinen, nur noch spaltförmigen Lumina ohne Kalk-einlagerungen; Zellwände gelb gefärbt, Mittellamelle und Zellulose-Ablagerungsstreifen stellenweise erkennbar.

- F 3 ca. 45  $\mu$ . Großzelliges Fruchtwandparenchym mit Gefäßen und gelben Zellwänden (ca. 30  $\mu$ ), mit vollständig kollabierter, gelber Schicht (ca. 15  $\mu$ ) nach innen abschließend.
- F 4 -
- S 1 ca. 25  $\mu$ . Kollabiertes, gelb gefärbtes Samenschalenparenchym, nur stellenweise Zellumina erkennbar.
- S 2 ca. 13  $\mu$ . Einzellreihiges, manchmal zweizellreihiges Endosperm durch Nährstoffe eine verschwommene Zellstruktur darstellend.

Die auch in anderen Merkmalen sehr eigene, in Japan endemische, monotypische Gattung *Ancistrocarya* zeigt auch in der Fruchtmorphologie eine für die *Lithospermum*-Verwandschaft ungewöhnliche Form.

Die Fruchtanatomie entspricht vollständig dem *Lithospermum*-Typ und bestätigt die Stellung der Gattung innerhalb der *Lithospermeae*.

Moltkia Lehm.

Moltkia aurea Boiss. (Abb. 33)

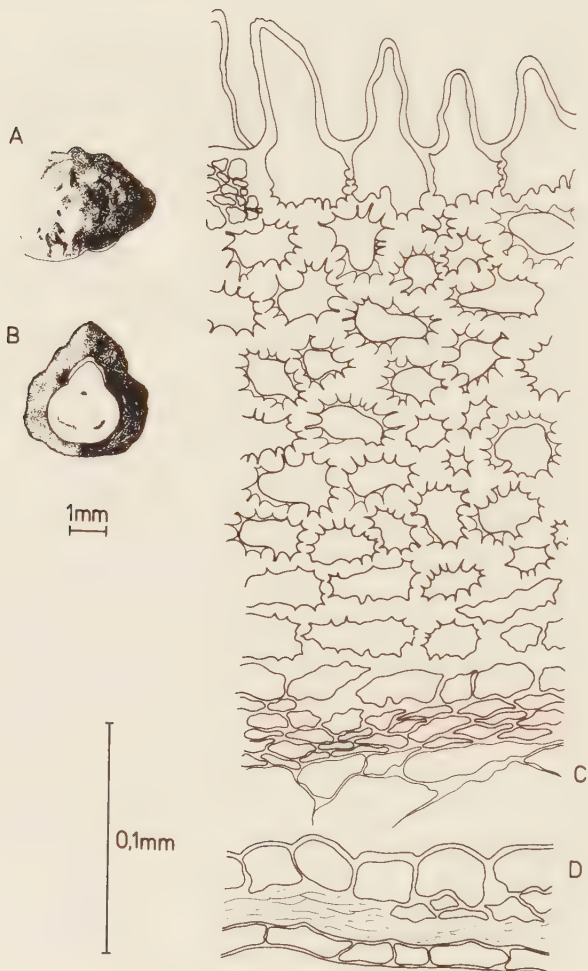


Abb. 33 - *Moltkia aurea*. - A. Klause, Seitenansicht. - B. Klause, Bauchansicht. - C. Fruchtwand, Querschnitt. - D. Samenschale, Querschnitt.

Eiförmige, mit einer abgerundeten Spitze versehene, in der Mitte im  $90^{\circ}$ -Winkel gebogene, beige gefärbte, matte Klausen; gerader bis leicht konkaver, im  $45^{\circ}$ -Winkel ansteigender Bauch, Rücken konvex, mit  $90^{\circ}$ -Krümmung; Kiel fehlt sowohl ventral als auch dorsal; stark papillöse Oberfläche mit einigen dorsalen, derben, gradartig angebrachten, großen Höckern und löcherigen bis furchigen Vertiefungen; große, basale, runde, grünliche, braunrandige, nach ventral in eine breite, dachartige Spitze auslaufende schräge Anheftstelle mit einer dorsal lokalisierten, breiten Vertiefung und einer nicht in der Anheftstellen- spitze, sondern mehr zentral gelegenen Funiculuskanalöffnung; pyramidale, grünliche Gynobasis mit einer, manchmal zwei Anheftstellen; eine oder zwei ausgereifte Klausen.

Maße: L.: 4,0 mm; B.: 3,4 mm; D.: 3,0 mm.

Ca ++

- F 1 ca. 70  $\mu$ . Dickwandige, zur Oberfläche hin in unterschiedlich lange, breite Spitzen ausgestülpte und so die papillöse Oberfläche ausbildende, sklerenchymatisierte, mit Calciumcarbonat vollständig ausgefüllte Epidermiszellen.
- F 2 ca. 200  $\mu$ . Dickwandige, stark sklerenchymatisierte, mit langen Tüpfelarmen versehene, in der Form stark variierende (hochprismatische bis rechteckig langgestreckte) Zellen; Sklerenchymatisierung zum Fruchtwandparenchym hin deutlich abnehmend; Calciumcarbonat-Einlagerung auf die beiden äußeren Drittel der F 2-Schicht beschränkt; ringförmige Zelluloseablagerungen.
- F 3 ca. 50  $\mu$ . Kollabiertes, noch einigermaßen gut strukturiertes, gelb gefärbtes, Gefäße führendes Fruchtwandparenchym.
- F 4 unterschiedlich dickes, großzelliges, dünnwandiges, meist zerrissenes, farbloses Gewebe.

- S 1 ca. 40  $\mu$ . Zur Fruchtwand hin durch eine einzige Reihe großer, meist langgestreckter Zellen abschließendes (Epidermis), sonst kollabiertes, gelb gefärbtes Samenschalenparenchym.
- S 2 ca. 30  $\mu$ . Einzellreihiges, farbloses Endosperm (austretende Zellinhaltsstoffe lassen nur ein sehr verschwommenes Bild erkennen).

Moltkia caerulea (Willd.) Lehm.

Die Klausen von *Moltkia caerulea* zeigen morphologisch kaum Unterschiede zu denen von *Moltkia aurea*. Die anatomischen Merkmale beider Arten sind fast identisch.

Eiförmige, mit einer abgerundeten Spitze versehene, in der Mitte im  $90^{\circ}$ -Winkel gebogene, beige bis hellbraun gefärbte, glitzernde Klausen; gerader im  $40^{\circ}$ -Winkel ansteigender Bauch, Rücken konvex mit  $90^{\circ}$ -Krümmung; kaum vorspringender ventraler Kiel, dorsaler Kiel fehlt; papillöse Oberfläche (kürzere Papillen als *Moltkia aurea*) mit niedrigen Warzen, gradartigen Erhebungen, einigen markanten dorsalen Höckern und vielen, ziemlich dicht beieinanderliegenden Grübchen; Anheftstelle und Gynobasis wie bei *Moltkia aurea* beschrieben.

Maße: L.: 3,7 mm; B.: 3,0 mm; D.: 3,0 mm.

Ca ++

- F 1 ca. 30  $\mu$ . Dickwandige, zur Oberfläche hin oft zugespitzte, quadratische bis rechteckige, sklerenchymatisierte, mit Calciumcarbonat vollständig ausgefüllte Epidermiszellen; im Vergleich zu *Moltkia aurea* Papillenzellen weniger häufig, d.h. nicht jede Epidermiszelle ist ausgestülpt (überwiegend rechteckige Zellen); die einzelnen Spitzen sind zudem nicht so lange ausgezogen wie bei *Moltkia aurea*.

- F 2 ca. 240  $\mu$ . Wie bei *Moltkia aurea*.  
 F 3 ca. 40  $\mu$ . Wie bei *Moltkia aurea*.  
 F 4 wie bei *Moltkia aurea*.  
 S 1 ca. 25  $\mu$ . Kollabiertes, verhältnismäßig deutlich strukturiertes (besonders Epidermis), gelbes Samenschalenparenchym mit deutlicher innerer Cuticula.  
 S 2 ca. 15  $\mu$ . Wie bei *Moltkia aurea*.

*Moltkia petraea* (Tratt.) Griseb. (Abb. 34)

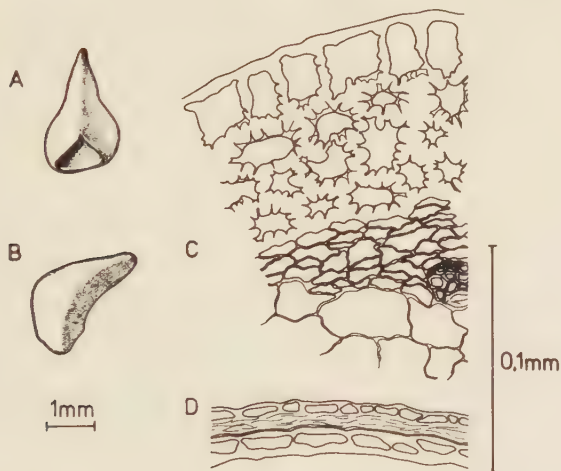


Abb. 34 - *Moltkia petraea*. - A. Klause, Bauchansicht. - B. Klause, Seitenansicht. - C. Fruchtwand, Querschnitt. - D. Samenschale, Querschnitt.

Etwas asymmetrische, mit einer mehr oder weniger lang ausgezogenen Spitze versehene, in der Mitte um ca.  $90^\circ$  gebogene, zur Basis hin verengte, hellgraue bis bräunliche, an Basis und Kiel weiß gefärbte, glatte, glänzende Klausen; gerader bis

konkaver, kantig vorspringender, im  $45^{\circ}$ -Winkel ansteigender Bauch, Rücken konvex, mit  $90^{\circ}$ -Krümmung; ventraler Kiel deutlich, dorsaler Kiel fehlt; basale, stark konkave, dreiseitige, (Grundlinie konvex), leicht schräge Anheftstelle; pyramidale Gynobasis mit einer oder seltener zwei, stark konvexen Anheftstellen; eine oder zwei ausgereifte Klausen.

Maße: L.: 2,6 mm; B.: 1,3 mm; D.: 1,3 mm.

Ca ++

- F 1 ca. 25  $\mu$ . Dickwandige, quadratische bis leicht hochprismatische, sklerenchymatisierte, mit Calciumcarbonat vollständig ausgefüllte Epidermiszellen.
- F 2 ca. 50  $\mu$ . Analog der bei *Moltkia aurea* beschriebenen, für *Lithospermeae* typischen Struktur; Calciumcarbonat bis zur F 3-Schicht; Zelluloseringe.
- F 3 ca. 30  $\mu$ . Nur leicht kollabiertes, gelb gefärbtes, Gefäße führendes Fruchtwandparenchym.
- F 4 großzelliges, dünnwandiges, farbloses, nach innen zerrissenes Gewebe.
- S 1 ca. 13  $\mu$ . Stark kollabiertes, gelb gefärbtes Samenschalenparenchym, zur Fruchtwand hin mit einer einzigen Reihe verhältnismäßig kleiner, quadratischer bis unterschiedlich langgestreckter, farbloser Zellen abschließend (Epidermis); innere Cuticula zwischen S 1 und S 2.
- S 2 ca. 10  $\mu$ . Einzellreihiges, farbloses Endosperm.

Moltkia suffruticosa (L.) Brand in Koch (Abb. 35)

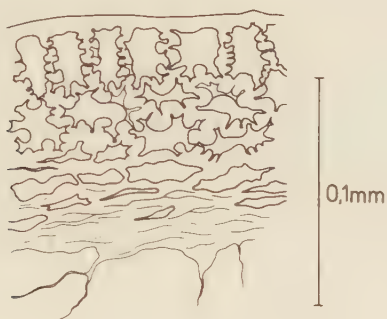


Abb. 35 - *Moltkia suffruticosa*. -  
Fruchtwand, Querschnitt

Fruchtmorphologie wie bei *Moltkia petraea*.

Maße: L.: 2,9 mm; B.: 1,8 mm; D.: 1,8 mm.

Ca ++

Wie die Fruchtmorphologie zeigt auch die Fruchtanatomie die nahe Verwandtschaft beider Arten.

- F 1 ca. 30  $\mu$ . Etwas hochprismatische, dickwandige, stark sklerenchymatisierte, mit Calciumcarbonat vollständig ausgefüllte Epidermiszellen.
- F 2 ca. 45  $\mu$ . Dickwandige, sklerenchymatisierte, mit verhältnismäßig dicken Tüpfelarmen versehene, meist rechteckig langgestreckte Zellen; Sklerenchymatisierung zum Fruchtwandparenchym hin abnehmend; gesamte F 2-Schicht mit Calciumcarbonat inkrustiert.
- F 3 ca. 25  $\mu$ . Stark kollabiertes, gelb gefärbtes, Gefäße führendes Fruchtwandparenchym.
- F 4 farbloses, zerrissenes Gewebe.

- S 1 ca. 25  $\mu$ . Leicht kollabiertes (Zellstrukturen verhältnismäßig deutlich, besonders äußerste Zellreihe) Samenschalenparenchym mit gelb gefärbten Zellwänden und innerer Cuticula zu S 2.
- S 2 ca. 10  $\mu$ . Einzellreihiges, farbloses Endosperm. Zellstruktur erst nach Herauslösen der Zellinhaltsstoffe mit Chloralhydrat/Salzsäurelösung erkennbar.

Moltkia doerfleri Wettst. (Abb. 36)

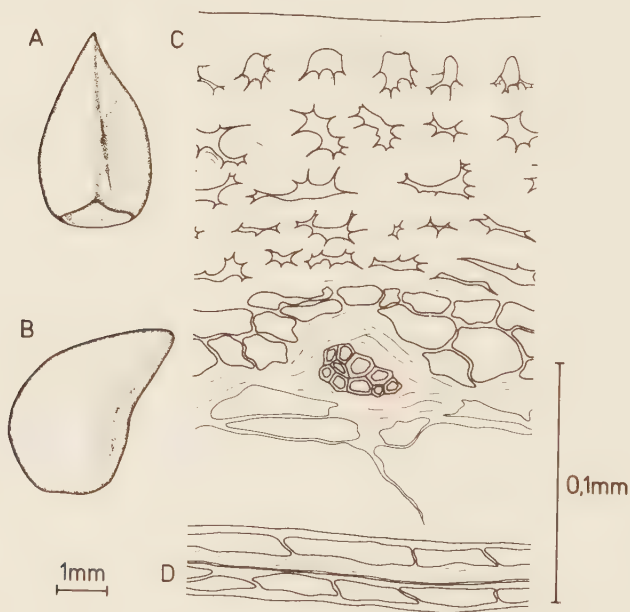


Abb. 36 - *Moltkia doerfleri*. - A. Klausen, Bauchansicht. - B. Klausen, Seitenansicht. - C. Fruchtwand, Querschnitt. - D. Samenschale, Querschnitt.

Klausen morphologisch denen von *M. petraea* und *M. suffruticosa* sehr ähnlich.

Zipfelmützenförmige, mit einer ausgezogenen Spitze versehene, zur Basis hin nur leicht verengte, nahezu im  $90^{\circ}$ -Winkel gebogene, elfenbeinfarbene bis graubräunliche (letzteres meist dorsal), vollkommen glatte, glänzende Klausen; Bauch konkav, Rücken konvex mit  $90^{\circ}$ -Krümmung; vorspringender ventraler Kiel, dorsaler Kiel fehlt; basale, dreiseitige (Grundlinie konvex), leicht konkave Anheftstelle mit einer zentralen Mulde, zwei kleinen, höckerartigen Erhebungen und dem obligatorischen Funiculuskanalloch; leicht pyramidale Gynobasis mit einer oder manchmal zwei Anheftstellen; eine oder zwei ausgereifte Klausen.

Maße: L.: 4,0 mm; B.: 2,5 mm; D.: 2,5 mm.

Ca -

- F 1 ca. 30  $\mu$ . Dickwandige, sklerenchymatisierte Epidermiszellen mit quadratischen bis rechteckigen, oft auch tropfenförmigen Lumina; diese an der Zellenbasis orientiert, dadurch zur Oberfläche mit sehr dicker (hier 12  $\mu$ ) Zelluloseschicht abschließend; um die Lumina deutliche, ringförmige Zelluloseablagerungen.
- F 2 ca. 90  $\mu$ . Sehr dickwandige, sklerenchymatisierte, meist rechteckig langgestreckte Zellen mit entsprechend kleinen, gewöhnlich braun gefärbten Lumina.
- F 3 ca. 60  $\mu$ . Großzelliges, erst im innersten Bereich kollabiertes, Gefäße führendes Fruchtwandparenchym; Zellwände gelb gefärbt.
- F 4 großzelliges, dünnwandiges, farbloses, zerrissenes Gewebe nur stellenweise vorhanden.
- S 1 ca. 20  $\mu$ . Zur Fruchtwand hin durch eine einzige Reihe großer, sehr langgestreckter Zellen abschließendes (Epidermis), sonst stark kollabiertes, gelb gefärbtes Samenschalenparenchym mit innerer Cuticula zur S 2-Schicht.
- S 2 ca. 13  $\mu$ . Einzellreihiges, farbloses Endosperm.

Die sechs Arten enthaltende, in zwei Sektionen unterteilte Gattung *Moltkia* wird von Wettstein (1918) und Johnston (1953b) ausführlich charakterisiert. In der Sektion *Moltkia*, verbreitet im westlichen Asien, finden sich die drei Arten *M. aurea*, *M. caerulea* und *M. longiflora* mit oberflächenstrukturierten (warzigen bis papillösen) Klausen, in der Sektion *Echianthus*, verbreitet in Südeuropa, die drei Arten *M. petraea*, *M. suffruticosa* und *M. doerfleri* mit durchweg glatten Klausen. Die in der Gattung sämtlich mehr oder weniger gebogenen, basal befestigten Klausen zeigen anatomisch durchweg den *Lithospermum*-Typ. Dabei weisen die dickwandigeren, mit einer Papillenepidermis ausgestatteten Früchte der ersten drei Arten keinen grundsätzlichen Unterschied zu den dünnwandigeren und weniger Sklerenchymzellreihen aufweisenden Arten der Sektion *Echianthus* auf. Lediglich *M. doerfleri*, deren "morphologische Eigentümlichkeiten" Wettstein (1919) ausführlich bespricht, reiht sich nicht so ohne weiteres in die Gattung *Moltkia* ein. Dazu ein Zitat seiner Arbeit:

"Schwierigkeiten bereitet die Einreihung der Pflanze in eine der Boraginaceen-Gattungen, wenn diese Gattungen in der üblichen Umgrenzung angenommen werden. Die Pflanze hat den Habitus eines *Lithospermum*, zeigt sogar - wenn von der Corollenform und dem Mangel an Stolonen abgesehen wird - eine überraschende Ähnlichkeit mit *L. purpurea-coeruleum* L. Die röhrenförmige, am Ende erweiterte Corolle mit dem lang herausragenden Griffel weicht aber von allen bisher bekannt gewordenen *Lithospermum*-Arten (mit Ausnahme einzelner, die noch zu besprechen sind) ab und zeigt eine Annäherung an die bisher zu *Moltkia* gestellten Arten, von denen die Pflanze allerdings wieder durch die nicht herausragenden Antheren und den ganz anderen vegetativen Aufbau sich unterscheidet."

Genauso bemerkenswert wie das für die Gattung einmalige Vorhandensein eines Rhizoms erweist sich das nur auf *M. doerfleri* beschränkte Fehlen jeglicher Kalkeinlagerung. Die dafür umso stärker auftretende Sklerenchymatisierung auch im Epidermisbereich ist teilweise so weit fortgeschritten, daß nur noch

kleine Zellumina zu erkennen sind. Gleiches Verhalten findet man in der Echiium-Gruppe, zu der sich jedoch sonst keine verwandtschaftlichen Beziehungen zeigen. So klar die Zuordnung dieser Art zu den Lithospermeae, trotz fehlendem Calciumcarbonats (vergleiche auch Lithodora) ist, so unsicher erweist sich nach wie vor die Eingliederung der Art in die Gattung Moltkia. Ob eine andere Gattungszuordnung vorgenommen oder gar eine neue monotypische Gattung geschaffen werden muß, sollte im Rahmen einer ausführlichen Revision der Gattung Moltkia geklärt werden.

3) Typische neuweltliche Lithospermeae

Onosmodium Michx.

Onosmodium occidentale Mack. (Abb. 37)

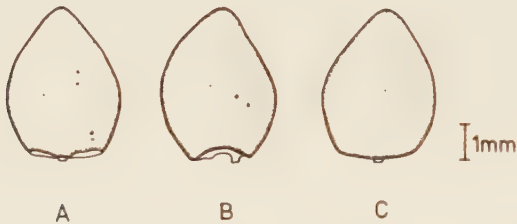


Abb. 37 - Onosmodium occidentale. -  
A. Klause, Bauchansicht. - B. Klause,  
Seitenansicht. - C. Klause, Rückenansicht.

Morphologisch Lithospermum sehr nahestehende, gedrungene, kugelförmige, zugespitzte, gelbliche bis bräunliche, schwach glänzende, glatte, mit einem Grübchen versehene, kiellose, im Querschnitt nahezu kreisförmige Klausen; flache, basale, von einem leicht wulstigen Rand umgebene Anheftstelle, mit einem etwas vorstehenden Funiculuskanal-Anhängsel und dorsal befindlichen, hufeisenförmigen Gewebsverdickungen; nahezu flache Gynobasis mit ein bis zwei ebenen, randlosen Klausen-anheftstellen; bis zu vier ausgereifte Früchte.

Maße: L.: 4,1 mm; B.: 3,1 mm; D.: 3,1 mm.

Ca +

F 1 ca. 35  $\mu$ . Dicht stehende, dünnwandige, inkrustierte, hochkantige, häufig längsgestreifte Epidermiszellen; fast keine Sklerenchymatisierung, keine Tüpfelkanäle erkennbar.

F 2 ca. 230  $\mu$ . Lithospermum-Sklerenchym, nur die drei äußersten Zellreihen inkrustiert.

- F 3 ca. 30  $\mu$ . Gelb gefärbtes, kollabiertes, Gefäße führendes Fruchtwandparenchym, kaum Zellstrukturen erkennbar.
- F 4 ca. 60  $\mu$ . Farbloses, dünnwandiges, großzelliges, nach innen zerrissenes Zellgewebe.
- S 1 ca. 55  $\mu$ . Stark kollabiertes, gelbes Samenschalenparenchym, mit zur Fruchtwand hin abschließender, ca. 10  $\mu$  dicker Samenschalenepidermis mit großen, langgestreckten Epidermiszellen.
- S 2 ca. 13  $\mu$ . Großzelliges, farbloses einzellreihiges Endosperm, nach innen zusätzlich 1 - 2 Reihen kleinlumiger, langgestreckter, spaltförmiger, offenbar ausgezehrter Endospermzellen anschließend.

*Onosmodium molle* Michx. weist im Vergleich zu *Onosmodium occidentale* Mack. lediglich breitere und damit plumpere Früchte auf. In den anatomischen Befunden besteht vollkommene Übereinstimmung.

Die nach Johnston (1954a) *Nomosa*, *Lasiarrhenum* und *Macromeria* sehr nahestehende Gattung *Onosmodium* weist ca. 10 Arten auf, ist auf Nordamerika und Mexico beschränkt; sie zeigt fruchtmorphologisch und anatomisch eindeutig lithospermoiden Charakter.

Lasiarrhenum I. M. Johnston

Lasiarrhenum strigosum (HBK) I. M. Johnston

Gleiche Morphologie wie *Onosmodium occidentale* Mack. Einzelne Klausen noch etwas gedrungener, weiß gefärbt und ventraler Kiel angedeutet. Konkave Anheftstelle ohne dorsale Gewebsverdickung und lediglich wulstig berandeter Funiculuskanalöffnung. Meist nur eine ausgereifte Klause vorhanden.

Maße: L.: 3,0 mm; B.: 2,8 mm; D.: 2,5 mm.

Ca +

- F 1 ca. 60  $\mu$ . Riesige, rechteckig hochkantige dickwandige, leicht sklerenchymatisierte, getüpfelte, mit Calciumcarbonat inkrustierte Epidermiszellen.
- F 2 ca. 140  $\mu$ . Typisches Lithospermum-Sklerenchym, lediglich äußerste Zellreihe inkrustiert, restliche Zellreihen mit braunen Lumina.
- F 3 ca. 25  $\mu$ . Gelbes, vollkommen kollabiertes Fruchtwandparenchym.
- F 4 ca. 60  $\mu$ . Farbloses, großzelliges, dünnwandiges Gewebe, nach innen zu zerrissen.
- S 1 ca. 60  $\mu$ . Kollabiertes, aber noch zellig strukturiertes Samenschalenparenchym mit gelb gefärbten Zellwänden, ohne deutlich abgesetzter Epidermis. Verdichtetes, ca. 13  $\mu$  dickes, intensiv gelb gefärbtes, einen zusammenhängenden, strukturlosen, gelben Streifen darstellendes Samenschalenparenchym an der Grenze zu S 2.
- S 2 ca. 13  $\mu$ . Einzellreihige Endosperm-Schicht.

Die durch Johnston (1954a) von *Onosmodium* abgetrennte, monotypische, in Südmexico endemische Gattung *Lasiarrhenum* folgt karpologisch eindeutig dem *Lithospermum*-Typ.

Nomosa I. M. Johnston

Nomosa Rosei I. M. Johnston

Die von Johnston (1954a) neu beschriebene Gattung *Nomosa* mit ihrer einzigen Art *Nomosa Rosei* I. M. Johnston, ebenfalls nur in Mexico vorkommend, konnte leider nicht untersucht werden. Johnstons (1954a) eindeutige Ausführungen zur Stellung dieser Gattung lassen für mich keinen Zweifel an der Zuordnung zu den Lithospermeae.

Macromeria D. Don.

Macromeria viridiflora DC. var. thurberi (Gray) I. M. Johnston

Typischer Lithospermum-Habitus, Bauch kantig vorspringend, daher ventraler Kiel, manchmal auf die obere Klausenhälfte beschränkt, oft mit Naht, dorsaler Kiel nur im Bereich der Spitze; Anheftstelle konkav, mit wulstig berandeter Funiculuskanalöffnung; flache bis leicht pyramidale Gynobasis mit dreieckigen Anheftstellen, von braunem, knorpeligem Randwulst umgeben.

Maße: L.: 4,0 mm; B.: 3,0 mm; D.: 3,0 mm.

Ca +

F 1 ca. 30  $\mu$ . Inkrustierte, dickwandige, getüpfelte, hochkantig rechteckige Lithospermum-Epidermiszellen.

F 2 ca. 150  $\mu$ . Lithospermum-Sklerenchym, nicht inkrustiert.

F 3 ca. 35  $\mu$ . Gelbes, kollabiertes Fruchtwandparenchym, Gefäße führend.

F 4 ca. 30  $\mu$ . Großzelliges, dünnwandiges, farbloses zerrissenes Gewebe.

S 1 ca. 60  $\mu$ . Kollabiert, dennoch einigermaßen deutlich zellulär strukturiert, gelber ca. 7  $\mu$  dicker Streifen an der Grenze zu S 2.

S 2 ca. 13  $\mu$ . Einzellreihiges Endosperm.

Die acht Arten umfassende Gattung *Macromeria*, in Mittel- und im südlichen Nordamerika beheimatet, steht den Gattungen *Lithospermum*, *Onosmodium*, *Nomosa* und *Lasiarrhenum* sehr nahe. Sie zeigt auch karpologisch nahezu die gleichen Befunde wie vorgenannte Gattungen.

Psilolaemus I. M. Johnston

Psilolaemus revolutus (Robine) I. M. Johnston (Abb. 38)

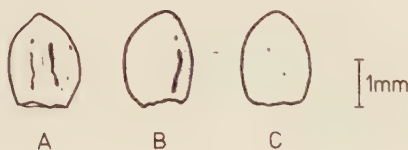


Abb. 38 - *Psilolaemus revolutus*. -  
A. Klause, Bauchansicht. - B. Klause,  
Seitenansicht. - C. Klause, Rücken-  
ansicht.

Sehr kleine, lithospermoide, elliptische, stumpf zugespitzte, weiße, glänzende Klausen; durch leicht rundkantig vorspringenden Bauch ventraler Kiel angedeutet, stark konvexer, kielloser Rücken; porzellanähnliche, glatte Oberfläche mit einigen Grübchen und Längsfurchen beidseits des unscheinbaren, ventralen Kieles; dreiseitige, basale, eingesenkte Anheftstelle mit wulstig berandeter Funiculuskanalöffnung; flache bis leicht pyramidale Gynobasis mit bis zu vier getrennten, zueinander einen verhältnismäßig großen Abstand aufweisenden, vorstehenden, dreiseitigen Anheftstellen.

Maße: L.: 2,0 mm; B.: 1,5 mm; D.: 1,5 mm.

Ca +

F 1 ca. 30  $\mu$ . Quadratische bis rechteckig hochkantige inkrustierte Lithospermum-Epidermiszellen mit sehr dicker (13  $\mu$ ), zur Oberfläche hin abschließender Zellschicht.

F 2 ca. 70  $\mu$ . Lithospermum-Sklerenchym, äußere Hälfte mit Kalkeinlagerungen.

- F 3 ca. 25  $\mu$ . Kollabiertes, fast strukturloses, gelbes, Gefäße führendes Fruchtwandparenchym.
- F 4 nur noch zerrissener Gewebsetzen sichtbar.
- S 1 ca. 20  $\mu$ . Kollabiertes Samenschalenparenchym; äußerste Schichten, einschließlich Epidermis zellulär, innere Schichten immer stärker verdichtet und so einen gelben Streifen (ca. 5  $\mu$ ) zu S 2 abschließend, darstellend; dünne, innere Cuticula (mit Sudan III anfärbbar) sichtbar.
- S 2 ca. 10  $\mu$ . Einzellreihiges Endosperm, angefüllt mit Nährstoffen.

Die durch Johnston (1954a) neu aufgestellte, monotypische, in Mexico beheimatete Gattung *Psilolaemus* steht nach seiner Meinung *Lithospermum* näher als *Onosmodium*. Diese Aussage kann durch meine Untersuchungen weder bekräftigt, noch gemindert werden; die karpologischen Befunde sprechen aber eindeutig für die Zugehörigkeit zur Tribus *Lithospermeae*.

#### Perittostema I. M. Johnston

##### Perittostema pinetorum I. M. Johnston

Die ursprünglich bei *Lasiarrhenum* beschriebene, in Mexico vorkommende Art wurde von Johnston (1954a) zur selbständigen, monotypischen Gattung erhoben. Die nahe Verwandtschaft zu *Lithospermum* läßt auch hier, trotz fehlender karpologischer Daten, keine Zweifel bezüglich der Stellung innerhalb der *Lithospermeae* aufkommen.

4) Kritische Lithospermeae

Cerithe L.

Cerithe glabra Mill. ssp. glabra (Abb. 39)

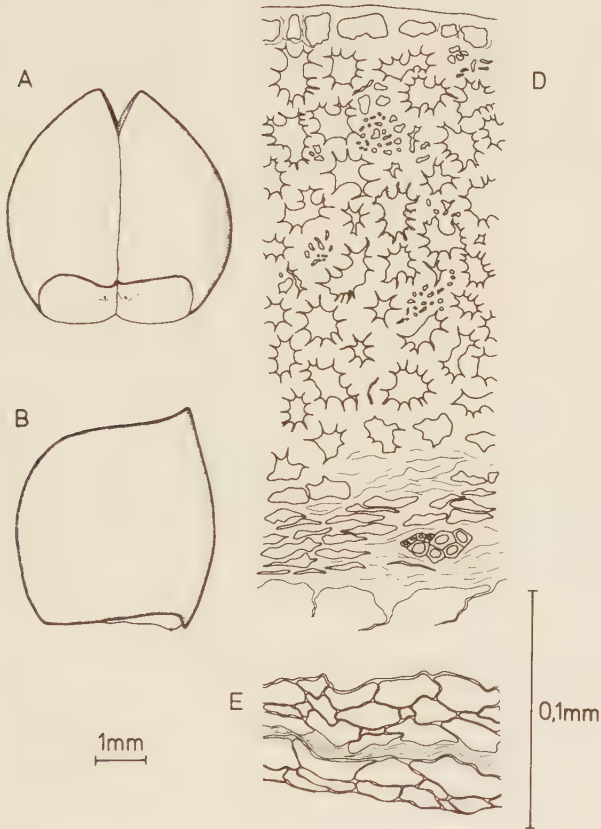


Abb. 39 - *Cerithe glabra* ssp. *glabra*. -  
A. Doppelklause, Bauchansicht. -  
B. Doppelklause, Seitenansicht. - D. Fruchtwand, Querschnitt. - E. Samenschale, Querschnitt.

Kugelförmige, aufrechte, braune, manchmal marmorierte, schwach glänzende, glatte, zweifächerige Klausen mit zwei kurzen Spitzen; konvexer Bauch mit deutlicher Trennaht, im

Bereich der auseinanderweichenden Spitzen ventraler Kiel erkennbar, Rücken konvex mit Mittelfurche, seltener mit Trennnaht; basale, berandete, konvexe, durch eine Naht zweigeteilte Areole mit zwei sich abhebenden Funiculuskanalöffnungen; flache bis zentral leicht erhobene Gynobasis mit ein bis zwei, durch je ein niedriges Septum geteilte Anheftstellen; pro Anheftstelle auch hier zwei Funiculuskanalöffnungen.

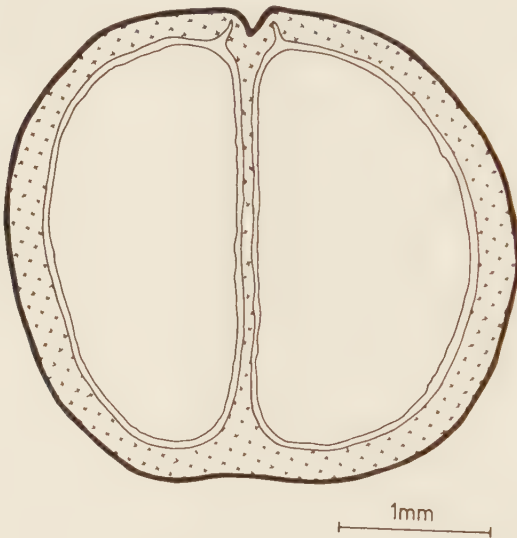


Abb. 40 - *Cerinthe glabra* ssp. *glabra*. - Doppelklausen, Querschnitt, Übersicht.

Maße: L.: 4,2 mm; B.: 4,5 mm; D.: 4,0 mm.

Ca +

F 1 ca. 15  $\mu$ . Meist längliche, gelbwandige, nur wenig sklerenchymatisierte, tüpfelarmlose, mit Calciumcarbonat inkrustierte (fehlend bei unreifen Früchten) Epidermiszellen.

F 2 ca. 180  $\mu$ . Stark sklerenchymatisierte (oft noch englumigere als in der Zeichnung dargestellte), vielreihige Schicht mit intensiv gelbgefärbten Wänden und deutlichen

ringförmigen Zellulose-Ablagerungen; dünne Tüpfel (täuschen in stark sklerenchymatisierten Objekten Zellhaufen vor.

- F 3 ca. 35  $\mu$ . Farblose, kollabierte, Gefäße führende Parenchymschicht.
- F 4 Großzellig, dünnwandig, meist nur noch Gewebsfetzen vorhanden.
- S 1 ca. 30  $\mu$ . Kollabiertes, hellgelbes Samenschalenparenchym mit deutlich ausgebildeter Epidermis.
- S 2 ca. 20  $\mu$ . Ein- bis dreizellreihiges Endosperm.

Die in der Lithospermum-Verwandtschaft isoliert stehende, ca. 10 Arten enthaltende, wenig bearbeitete, sehr weit, von Mitteleuropa über NW-Afrika bis Asien verbreitete Gattung *Cerinthe* zeigt in karpologischer Hinsicht bemerkenswerte Differenz zum herkömmlichen Lithospermum-Typ.

Die zweifächerigen und zweisamigen Doppelklausen stellen ein charakteristisches Gattungsmerkmal dar. Bei hin und wieder vorkommenden einfächerigen, einsamigen Klausen handelt es sich, wie Johnston (1954a) bereits erwähnte, um eine unvollständige Fruchtform.

Anatomisch fällt besonders die wenig sklerenchymatisierte Epidermis auf. Die Kalkeinlagerung beschränkt sich nur auf diese Zellschicht. Die carbonatfreie F 2-Schicht ist teilweise so stark sklerenchymatisiert (gelb bis braun gefärbte Zellwände), daß bisweisen nur vollständig eingeengte Zellumina zu sehen sind.

Die Klausentrennwand wird von der nach innen, beidseitig mit Fruchtwandparenchym abschließenden (Abb. 40) Sklerenchym-schicht gebildet.

Trotz der besprochenen Differenzen kann die Aufstellung einer Tribus *Cerinthae* mit der einzigen Gattung *Cerinthe*, die Popov (1953) vorschlägt, nicht geteilt werden, da der prin-

zipielle Lithospermum-Aufbau bei dieser Gattung gewährleistet ist. Die Einreihung der Gattung in die Tribus Lithospermeae, wie in der Literatur zumeist vorgenommen, muß deshalb unterstützt werden.

Neatostema I. M. Johnston

Neatostema apulum (L.) I. M. Johnston (Abb. 41)

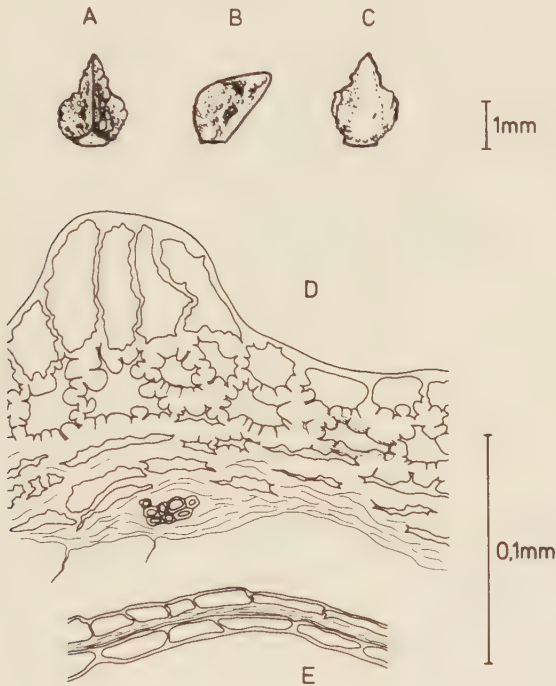


Abb. 41 - *Neatostema apulum*. - A. Klause, Bauchansicht. - B. Klause, Seitenansicht. - C. Klause, Rückenansicht. - D. Fruchtwand, Querschnitt. - E. Samenschale, Querschnitt.

Kleine, in der Mitte gebogene, mit zwei dorsalen Höckern versehene, leicht glänzende, hell- bis dunkelbraune, teilweise schwarz gepunktete, zugespitzte Klausen; schmaler, weit vorspringender ventraler Kiel mit eingesenkter Naht, dorsal Kiel nur im obersten Spitzenbereich leicht angedeutet; Oberfläche grob warzig, zusätzlich punktförmige, schwarze Vertiefungen; auf dem Klausenrücken bisweilen zwei parallele Warzenreihen ausgebildet; dreiseitige, in den Kiel leicht spitz auslaufen-

de, etwas schräge, schmal berandete Anheftstelle; leicht pyramidale Gynobasis mit vier aneinanderliegenden, randlosen Ansatzflächen.

Maße: L.: 2,0 mm; B.: 1,4 mm; D.: 1,0 mm.

Ca ++

F 1 ca. 25  $\mu$ . Quadratische bis leicht rechteckig-hochkantige, im Bereich von Warzen an Höhe stark zunehmende mit Calciumcarbonat inkrustierte Epidermiszellen.

F 2 ca. 45  $\mu$ . Nur aus 2 - 3 Zellreihen bestehende, vollkommen inkrustierte Sklerenchymschicht mit sehr großen Lumina.

F 3 sa. 25  $\mu$ . Kollabierte, hellgelbe, Gefäße führende Parenchymschicht.

F 4 nur noch bruchstückweise vorhanden.

S 1 ca. 13  $\mu$ . Kollabierte, zu S 2 mit einem ca. 3  $\mu$  dicken, gelben Streifen abschließende Samenschalenparenchymschicht mit einer aus länglichen Zellen bestehenden Epidermis.

S 2 ca. 10  $\mu$ . Einzellreihiges Endosperm.

Mairetis I. M. Johnston

Mairetis microsperma (Boiss.) I. M. Johnston (Abb. 42)

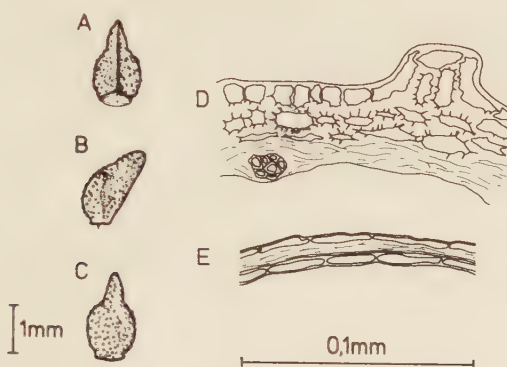


Abb. 42 - *Mairetis microsperma*. -  
A. Klause, Bauchansicht. - B. Klause,  
Seitenansicht. - C. Klause, Rückenansicht, -  
D. Fruchtwand, Querschnitt. - E. Samen-  
schale, Querschnitt.

Kleine, birnenförmige, leicht in der Mitte gebogene, zuge-spitzte, mit zwei dorsalen Höckern ausgestattete (diese nicht so stark ausgebildet wie bei *Neotostema*), leicht glänzende, graue bis hellbraune Klausen mit dunkelbraunen Stellen; brauner Fleck auf dem Rücken von der Basis bis etwa zur Klausenmitte reichend; schmaler, vorspringender, ventraler Kiel mit meist nicht in der Symmetrieachse verlaufender, eingesenkter Naht; kein dorsaler Kiel vorhanden; warzige Oberfläche, dazwischen löcherige Vertiefungen; basale, leicht schräge, schmalrandige, dreieckige Areole, deren Spitze sich in den Kiel hochziehend, mit kleinem, mehr dorsal liegendem Zäpfchen; flache Gynobasis, deren leicht berandete Anheftstellen einen verhältnismäßig großen Abstand aufweisen; meist vier ausgereifte Klausen.

Maße: L.: 1,8 mm; B.: 1,0 mm; D.: 0,8 mm.

Ca ++

- F 1 ca. 8  $\mu$ . Epidermiszellen, quadratisch bis rechteckig langgestreckt, inkrustiert, im Bereich von Warzen stark an Höhe zunehmend.
- F 2 ca. 20  $\mu$ . Dünnwandige Sklerenchymschicht mit demzufolge sehr kurzen Tüpfelarmen, nur 2 - 3-zellreihig, vollkommen mit Calciumcarbonat ausgefüllt.
- F 3 ca. 15  $\mu$ . Gelbes, kollabiertes Parenchym mit Gefäßen.
- F 4 -
- S 1 ca. 8  $\mu$ . An die ca. 5  $\mu$  dicke Samenschalenepidermis schließt eine kollabierte, gelb gefärbte Parenchym-schicht an.
- S 2 ca. 6  $\mu$ . Einzellreihiges Endosperm.

Moltkiopis I. M. Johnston

Moltkiopis ciliata(Forsk.) I. M. Johnston (Abb. 43)

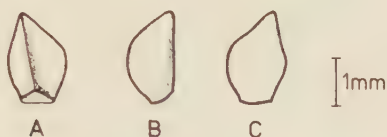


Abb. 43 - *Moltkiopis ciliata*. -  
A. Klause, Bauchansicht. - B. Klause,  
Seitenansicht. - C. Klause, Rücken-  
ansicht.

Zipfelmützenförmige, asymmetrische, nahezu gerade, aufrechte, stark zugespitzte, nur andeutungsweise dorsal höckerige, beige, glänzende, vollkommen glatte Klausen; schmaler, ventraler Kiel mit leicht eingesenkter, nicht in der Symmetrieachse liegender Naht; kein dorsaler Kiel vorhanden; vertiefte, von einem hohen Rand umgebene, dreiseitige, leicht schräge Areole mit der ventralen Spitze nur leicht in den Kiel ragend; flache, zwei bis drei reife Klausen tragende Gynobasis, einzelne Anheftstellen randlos, wulstig erhöht.

Maße: L.: 2,0 mm; B.: 1,3 mm; D.: 1,0 mm.

Ca ++

F 1 ca. 15  $\mu$ . Sehr dickwandige Epidermiszellen; inkrustiert, quadratisch bis länglich rechteckig.

F 2 ca. 15  $\mu$ . Vier- bis fünfzellreihiges Lithospermum-Sklerenchym, Zellumengröße von außen nach innen abnehmend, meist nur die drei ersten Zellreihen inkrustiert, Zelluloseringe.

F 3 ca. 15  $\mu$ . Gelbes, kollabiertes, Gefäße führendes Fruchtwandparenchym.



Abb. 44 - *Moltkiopsis ciliata*. - Fruchtwand, Längsschnitt im Bereich der Anheftstelle.

F 4 nur zerrissene Bruchstücke erkennbar.

S 1 ca. 20  $\mu$ . Gelbes kollabiertes Samenschalenparenchym (ca. 8  $\mu$ ) nach außen mit einer deutlichen Epidermis (ca. 12  $\mu$ ), nach innen mit dünnem Begrenzungsstreifen (durch Sudan III rot anfärbbar) abschließend.

S 2 ca. 15  $\mu$ . Einzellreihiges, bisweilen bis zu dreizellreihiges, viele Öltröpfchen enthaltendes Endosperm.

Johnston (1953a) trennte die drei im Mittelmeerraum beheimateten, eng zusammengehörenden Arten *Lithospermum apulum* (L.) Vahl,

*Lithospermum microspermum* Boiss. und *Lithospermum callosum* Vahl von der Gattung *Lithospermum* ab und schuf die drei neuen Gattungen *Neatostema*, *Mairetis* und *Moltkiopsis*. Die Ursache dafür sah er in der Beschaffenheit der sehr kleinen, dünnwandigen Klausen mit ihrem charakteristischen, zweilippigen, mit einer Naht versehenen, ventralen Kiel. Wurden die Gattungen bei der Neubeschreibung noch in die Tribus der *Lithospermeae* eingereiht, so stellte sie Johnston (1954 a,b) ohne ausführliche Diskussion in die Tribus der *Eritrichieae*. Die in Einzahl vorhandenen Narben (lediglich bei *Neatostema* zweilappig) dürften das ausschlaggebende Merkmal dargestellt haben.

Meine karpologischen Untersuchungen der für *Lithospermeen* verhältnismäßig kleinen, in Form und Oberflächengestaltung von typischen *Lithospermeen*-Gattungen nicht sehr abweichenden Klausen ergaben in anatomischer Hinsicht einen eindeutigen *Lithospermum*-Aufbau. Die schlecht ausgebildete, wenig zellreihige, nicht sehr stark sklerenchymatisierte F 2-Schicht, vollkommen mit Calciumcarbonat inkrustiert und zweifellos für die Zerbrechlichkeit der Klausen verantwortlich, weicht zwar von den bisher gezeigten *Lithospermeae* ab, gibt aber deshalb keine Berechtigung zu einer anderen Zuordnung. Die von Riedl (1968) vorgenommene Zusammenfassung der drei Gattungen zur Subtribus *Moltkiopsidinae* innerhalb der Tribus *Trigonotideae* wird im Anschluß an den speziellen Teil bei der Diskussion dieser Tribus behandelt werden.

Lithodora Griseb.

Lithodora diffusa (Lag.) I. M. Johnston ssp. diffusa (Abb. 45)

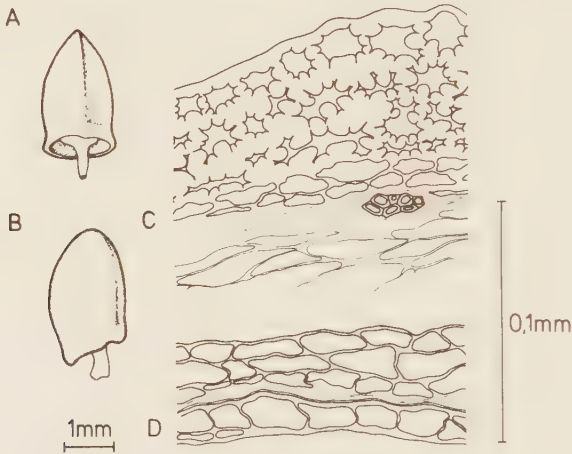


Abb. 45 - *Lithodora diffusa* ssp. *diffusa*. -  
A. Klause, Bauchansicht. - B. Klause, Sei-  
tenansicht. - C. Fruchtwand, Querschnitt. -  
D. Samenschale, Querschnitt.

Eiförmig zugespitzte, gerade bis leicht gebogene, aufrechte, braune bis nahezu weiße, ganz schwach glänzende Klausen mit mächtigem, basalem, in der helleren Farbe vom übrigen Klausenkörper deutlich abgesetztem Rand und einem hellgelben, in die Gynobasis reichenden, nagelartigen, hellgelben, sich verhärtenden Anhängsel, den Funiculuskanal führend; gerader, mit nahtlosem Kiel versehener Bauch, Rücken konvex, nur im obersten Spitzenbereich mit einer kielartigen Kante versehen; erhebungsfreie Oberfläche mit regelmäßig angeordneten, unzähligen, winzigen Warzen (Rastermuster wie bei *Echium* und *Lobostemon*); basale, horizontale bis schräge, konkave Anheftsstelle von oben beschriebenem Rand umgeben; niedrigpyramidale, fast flache Gynobasis mit becherartig geformten Griffelpolsterhöhlungen, auf deren oberen Rand die Klause mit ihrem Basisrand sitzend; ein bis vier ausgereifte Klausen.

Maße: L.: 3,0 mm (einschließlich Anhängsel);  
B.: 1,5 mm; D.: 1,5 mm.

Ca -

- F 1 ca. 15  $\mu$ . Meist längliche, stark getüpfelte, sklerenrhymatisierte, den F 2 Zellen sehr ähnliche, großlumige, farblose (sowohl Lumen, als auch Zellwand) Epidermiszellen.
- F 2 ca. 35  $\mu$ . 3 - 4-zellreihige, dickwandige Sklerenchym-schicht mit gelbbraunen, kleinen, langgestreckten Zell-lumina und gelben Zellwänden; lange Tüpfelarme; Zellulo-seringe stellenweise erkennbar.
- F 3 ca. 30  $\mu$ . Teils zelliges, oft auch vollkommen kollabier-tes, Gefäße führendes, gelbes Fruchtwandparenchym.
- F 4 ca. 20  $\mu$ . Dünnwandiges, großzelliges, farbloses Gewebe.
- S 1 ca. 25  $\mu$ . Zelluläres Samenschalenparenchym, im Grenzbe-reich zu S 2 kollabiert und gelb; oft auch nur Samen-schalenepidermis zellulär erhalten und Rest vollständig zusammengedrückt.
- S 2 ca. 15  $\mu$ . 1 - 2-zellreihiges, nährstoffreiches Endosperm.

Lithodora fruticosa (L.) Griseb. (Abb. 46)

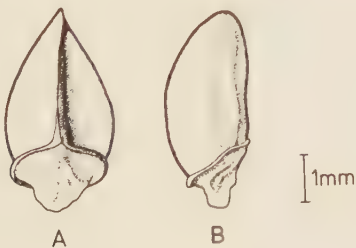


Abb. 46 - *Lithodora fruticosa*. -  
A. Klause, Bauchansicht. -  
B. Klause, Seitenansicht.

Eiförmig zugespitzte, längliche, gerade, aufrechte, graue, braun pigmentierte, leicht glänzende Klausen mit schmalem, hellbraunem, basalem, in den Kiel auslaufendem, dorsal etwas verbreitertem Rand und einem breiten, leicht pyramidalen, hellgelben, in den jeweiligen Gynobasisbecher reichenden Anhängsel; Bauch gerade, mit stark vorspringendem, verhältnismäßig breitem Kiel, Rücken konvex, Kiel hier als kantige Erhebung angedeutet, bis zur Klausenmitte reichend; Oberfläche fein längsgerift; basale, schräge, berandete Anheftstelle; Gynobasis zur Klausenbefestigung deutliche Becher ausbildend; ein bis zwei ausgereifte Klausenfrüchte.

Maße: L.: 4,2 mm; B.: 2,3 mm; D.: 1,8 mm.

Ca -

- F 1 ca. 15  $\mu$ . Meist längliche, sehr stark sklerenchymatisierte, braunlumige Epidermiszellen, sich nur durch geringfügig größere Zellumina von der F 2-Schicht abhebend.
- F 2 ca. 15  $\mu$ . 3 - 4-zellreihig, stark sklerenchymatisiert, meist längliche, braune Lumina; stellenweise Mittellamelle erkennbar.
- F 3 ca. 25  $\mu$ . Zelluläres bis kollabiertes, gelbes, Gefäße führendes Fruchtwandparenchym.
- F 4 ca. 20  $\mu$ . Dünnwandiges, großzelliges, farbloses Gewebe.
- S 1 ca. 20  $\mu$ . Bis auf die Samenschalenepidermis vollkommen kollabiertes Samenschalenparenchym mit deutlich erkennbarer innerer Cuticula.
- S 2 ca. 10  $\mu$ . Einzellreihiges, nährstoffreiches Endosperm.

Lithodora zahnii (Heldr.) I. M. Johnston (Abb. 47)

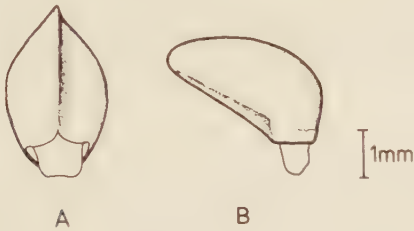


Abb. 47 - *Lithodora zahnii*. -  
A. Klause, Bauchansicht. -  
B. Klause, Seitenansicht.

Eiförmig zugespitzte, zum Griffel gebogene, graue, leicht schwarz marmorierte, glatte, leicht glänzende Klausen mit nicht marmoriertem, deutlich abgesetztem, basalem Sockel und einem breiten, hellgelben, in den Gynobasisbecher ragenden Anhängsel; Bauch mit stark vorspringendem Kiel, Rücken konvex, Kiel hier nur im Bereich der Spitze angedeutet; Anheftstelle nahezu vollständig vom Anhängsel ausgefüllt mit kurzer Spitze in den Kiel auslaufend; Gynobasis einen einzigen, ca. 1 mm hohen Becher ausbildend; Befestigungsart wie bei *Lithodora diffusa* ssp. *diffusa* beschrieben.

Maße: L.: 3,5 mm; B.: 2,0 mm; D.: 1,8 mm.

Ca -

F 1 ca. 15  $\mu$ . Epidermis wie bei *Lithodora diffusa*, aber dickwandiger, stärker sklerenchymatisiert.

F 2 ca. 40  $\mu$ . 3 - 4 Zellreihen, nach innen zu abnehmende Sklerenchymatisierung; Zellumina farblos, Zellwände hellgelb.

F 3 ca. 20  $\mu$ . Fast vollständig kollabiertes, gelbes Parenchym.

F 4 ca. 20  $\mu$ . Wie *Lithodora diffusa* ssp. *diffusa*.

S 1 ca. 50  $\mu$ . Wie *Lithodora diffusa* ssp. *diffusa*; deutliche innere Cuticula.

S 2 ca. 20  $\mu$ . Endosperm 2 - 3-zellreihig, großzellig.

*Lithodora hispidula* Sibth. & Sm.

Eiförmig zugespitzte, zum Griffel gebogene, in der Form *Lithodora zahnii* sehr ähnliche, graue, glänzende Klausen mit einem langen, breiten, nahezu die gesamte Anheftstelle als Grundfläche einnehmenden Anhängsel; schmaler, ventraler, mit feinen, winzigen Stacheln besetzter Kiel, dorsal fehlend; feinstachelige Oberfläche; basale, randlose Anheftstelle mit kurzer Spitze in den Kiel auslaufend; Gynobasis ein bis zwei, hohe Befestigungsbecher ausbildend, beim Freipräparieren der Klausen immer mit dem Anhängsel abbrechend.

Eine voll ausgereifte Gynobasis, die die Früchte bereits abgegeben hat, konnte nicht gefunden werden.

Maße: L.: 3,0 mm; B.: 1,5 mm; D.: 1,5 mm.

Ca -

F 1 ca. 20  $\mu$ . Farblose, quadratische bis länglich rechteckige, im Bereich der stacheligen Erhebungen hochkantige Epidermiszellen, sklerenchymatisiert.

F 2 ca. 45  $\mu$ . Wie *Lithodora diffusa* ssp. *diffusa*, jedoch stärkere Sklerenchymatisierung, dadurch kleinere, oft nur noch spaltförmige Zellumina.

F 3 ca. 30  $\mu$ . Zelluläres bis vollkommen kollabiertes, gelbwandiges, Gefäße enthaltendes Fruchtwandparenchym.

F 4 nur noch bruchstückhaft vorhanden.

S 1 ca. 30  $\mu$ . Kollabiertes, gelbwandiges Samenschalenparenchym; Zellstruktur noch einigermaßen erkennbar, Epidermis nicht deutlich abgesetzt.

S 2 ca. 20  $\mu$ . Ein- bis zweizellreihiges Endosperm.

Lithodora rosmarinifolia (Ten.) I. M. Johnston (Abb. 48)

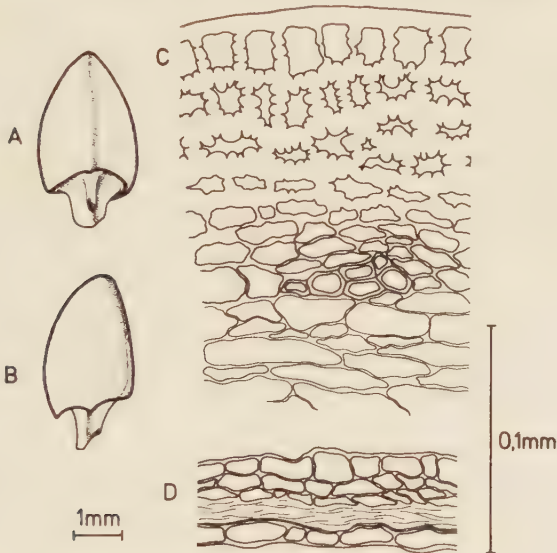


Abb. - *Lithodora rosmarinifolia*. -  
 A. Klause, Bauchansicht. - B. Klause,  
 Seitenansicht. - C. Fruchtwand, Querschnitt.-  
 D. Samenschale, Querschnitt.

Helmförmige, eiförmig zugespitzte, aufrechte, gerade, elfenbeinfarbene, vollkommen glatte, glänzende Klausen mit einem breiten, basalen, der Anheftstelle entspringenden, hellgelben, verhärteten Anhängsel; Funiculuskanal abgesetzt; gerader Bauch mit abgerundetem, nicht sehr weit vorspringendem Kiel; kielloser, konvexer Rücken; basale, leicht schräge, fast randlose Anheftstelle; flache Gynobasis ohne becherför-

mige Ausbildung, stattdessen mit tiefer Höhlung versehen;  
meist nur eine einzige ausgereifte Klause.

Maße: L.: 3,2 mm; B.: 2,0 mm; D.: 1,8 mm.

Ca +

- F 1 ca. 25  $\mu$ . Quadratische bis hochkantige, sich von F 2 deutlich abhebende, sklerenchymatisierte, mit Calciumcarbonat vollkommen inkrustierte Epidermiszellen.
- F 2 ca. 50  $\mu$ . Drei- bis vierzellreihige Sklerenchymschicht, davon eine oder zwei außenliegende Reihen mit Carbonat-Einlagerungen; teilweise Mittellamellen und ringförmige Zelluloseablagerungen erkennbar.
- F 3 ca. 45  $\mu$ . Großzelliges, Gefäße führendes Parenchym.
- F 4 ca. 45  $\mu$ . Großzelliges, dünnwandiges, farbloses Gewebe, meist nach innen zerrissen.
- S 1 ca. 30  $\mu$ . Samenschalenparenchym, äußerste drei Zellreihen zellulär, Rest kollabiert, gelb gefärbt; innere Cuticula erkennbar.
- S 2 ca. 10  $\mu$ . Einzellreihiges, nährstoffreiches Endosperm.

Lithodora oleifolia (Lapeyr.) Griseb. (Abb. 49)

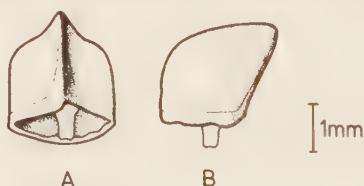


Abb. 49 - *Lithodora oleifolia*. -  
A. Klause, Bauchansicht. -  
B. Klause, Seitenansicht.

Gedrungene, kurz zugespitzte, leicht gebogene, aufrechte, vollkommen glatte, graue, glänzende Klausen mit einem basalen, ockerfarbenen, deutlich abgesetzten Rand und genauso gefärbten, nagelartigen, in den Griffelpolsterbecher ragenden, den Funiculuskanal führenden Anhängsel; schräger, mit Kiel versehener Bauch, kielloser, konvexer Rücken; basale, horizontale bis leicht schräge Anheftstelle; Gynobasis mit meist nur einer becherartig geformten Griffelpolsterhöhle versehen.

Maße: L.: 2,7 mm; B.: 2,2 mm; D.: 2,0 mm.

Ca +

F 1 ca. 25  $\mu$ . Wie bei *Lithodora rosmarinifolia*.

F 2 ca. 45  $\mu$ . 2 - 4-zellreihige Sklerenchymschicht, äußere ein bis zwei Zellreihen inkrustiert.

F 3 ca. 25  $\mu$ . Gelbes, Gefäße führendes Fruchtwandparenchym; einzelne Zellen kollabiert, Zellstruktur noch erkennbar.

F 4 nur zerrissene Bruchstücke vorhanden.

S 1 ca. 35  $\mu$ . Wie *Lithodora rosmarinifolia*.

S 2 ca. 10  $\mu$ . Wie *Lithodora rosmarinifolia*.

Die zur Zeit acht Arten umfassende, hauptsächlich im Mittelmeergebiet beheimatete Gattung *Lithodora* bereitete in ihrer Tribuszuordnung schon immer beträchtliche Schwierigkeiten.

Wie aus Tab. 1 ersehen werden kann, stellt *Lithodora* neben *Alkana* die einzige zweifelhafte Gattung dar, deren Zuordnung zwischen Anchuseen und Lithospermeen schwankt: So findet sich in Englers Syllabus (1963) *Lithodora* sogar bei beiden Triben aufgeführt. Sehr ausführlich wurde dieses Problem von Johnston (1924 b, 1953 b) diskutiert. Die zunächst innerhalb der Gattung *Lithospermum* die Sektion *Lithodora* Griseb. (vgl. Gürte 1897) bildenden Arten (*Lithospermum fruticosum*,

*L. hispidulum*, *L. prostratum*, *L. oleifolium*, *L. zahnii*, *L. rosmarinifolium*) weisen eine Reihe von auffallenden Gemeinsamkeiten auf. Spengler (1919) konstatierte eine "große Übereinstimmung nicht nur im Blütenbau (geringe Abweichungen nur in Bezug auf Form und Größe der Korolla), sondern auch im vegetativen Aufbau".

Das Fehlen jeglicher Hohlschuppen fällt besonders (siehe auch Schäfer 1942) auf. Auf die verwandtschaftlichen Beziehungen zur Gattung *Moltkia* wird hingewiesen. Johnston (1924 b) erhob die Sektion ihrer einheitlichen Fruchtmorphologie wegen zur Gattung *Lithodora* und stellte diese zu den Anchuseen, zumal auch hier Gattungen ohne Hohlschuppen, wie z.B. *Pulmonaria* (siehe auch Schäfer 1942) auftreten. Zweifellos erinnern die äußere Form und die Anheftung der Klausen mit ihrem meist nagelförmigen Anhängsel sehr stark an die Klausenfrüchte der Anchuseen, wie die einzelnen Habituszeichnungen bestätigen.

In einer neueren Bearbeitung ordnete Johnston (1954 b) die Gattung *Lithodora* zusammen mit einer Sektionsgliederung und einer Neubeschreibung wieder den *Lithospermeae* zu. Die mit *Lithospermum* übereinstimmende Pollenmorphologie war das entscheidende Kriterium ("Its pollen has eight pores and a form duplicated also in *Lithospermum* and its close allies"; Johnston 1953 b).

Meine karpologischen Untersuchungen ergeben in morphologischer Hinsicht keine zusätzlichen Informationen. Die beschriebene Übereinstimmung innerhalb der Gattung kann nur bestätigt werden. Bezüglich der Fruchtanatomie ergab sich vollständige Identität mit den *Lithospermum*-Klausen. Der bisher bei den Anchuseae gefundene Fruchtwandaufbau kann bei keiner der untersuchten Arten festgestellt werden. Lediglich die, zwar bei *Lithodora rosmarinifolia* und *L. oleifolia* vorhandenen, bei *L. hispidula*, *L. zahnii*, *L. fruticosa*, *L. diffusa* ssp. *diffusa* jedoch fehlenden Kalkeinlagerungen stellen hier eine für *Lithospermeae* höchst seltene und abweichende Entwicklungsrichtung dar, deren systematische Bedeutung weiterer Prüfung bedürfte.

Johnston (1953 b) beschreibt ausführlich eine nur bei *Lithodora* auftretende suprabasale Durchschnürung (abscission) der Früchte, als deren Folge ein becherförmiger unterer Klausenanteil auf der Gynobasis zurückbleibt. Dieser, bei *L. rosmarinifolia* nicht feststellbare Becher, müßte nun nach meiner anatomischen Untersuchung zur Bestätigung der Theorie Johnstons das gleiche Schnittbild wie die gleichsam daraufsitzen den Klausen aufweisen. Das vorgefundene parenchymatische, nur bei *L. hispidula* leicht sklerenchymatisierte, nach innen zu kollabierte Gewebe läßt jedoch jeglichen *Lithospermum*-Aufbau vermissen. Die Becher zur Klausenbefestigung können deshalb nur als Ausbildungen der Gynobasis gedeutet werden.

Es würde zu weit führen, die histologischen Verhältnisse des im Gynobasisbecher sitzenden Anhängsels aufklären zu wollen. Johnston (1953 b) bestreitet die Elaiosomfunktion dieses Anhängsels, nicht zuletzt aufgrund seiner Durchschnürungstheorie. Die von mir stichprobenartig angefertigten Längsschnitte zeigen jedoch dasselbe parenchymatische Gewebe aus großen, farblosen, langgestreckten, schlauchförmigen, mit Nährstoffen angefüllten Zellen wie es das Elaiosom von *Nonnea pulla* (Abb.8) aufweist. Mit Sudan III kann zusätzlich Fett nachgewiesen werden, ein weiteres Faktum, das für die Elaiosomfunktion spricht. Bresinsky (1963), der die Elaiosome bei *Boraginaceae* als umgewandelte Trennungsgewebe bezeichnet, gibt eine *Nonnea pulla* analoge Abbildung von *Pulmonaria officinalis* wieder.

Echium L.

Echium italicum L. (Abb. 50)

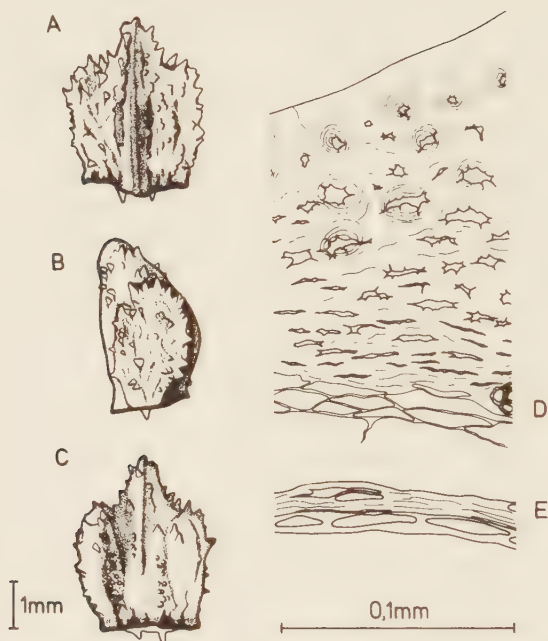


Abb. 50 - *Echium italicum*. - A. Klause, Bauchansicht. - B. Klause, Seitenansicht. - C. Klause, Rückenansicht. - D. Fruchtwand, Querschnitt. - E. Samenschale, Querschnitt.

Gerade, aufrechte, in der Größe variierende Klausen mit kurzer Spitze; stumpfer, breiter, ventraler Kiel, dorsaler Kiel schmal, die Anheftstelle nicht erreichend; beige, schwach marmorierte, leicht glänzende Oberfläche mit langen, besonders an den Höckerrändern sitzenden Spitzen und ziemlich flachen Warzen; breite, sehr rauhe Anheftstelle mit zwei mächtigen, spitzen Zapfen; Gynobasis flach; 1 - 2, selten 4 ausgereifte Klausen.

Maße: 1.: 3,6 mm; B.: 2,8 mm; D.: 2,2 mm.

Ca -

- F 1 ca. 25  $\mu$ . Sehr dickwandige, sklerenchymatisierte Epidermiszellen. Kleine, braun gefärbte Lumina, rechteckig bis quadratisch oft auch tropfenförmig an der Zellbasis lokalisiert, mit deutlichen Zelluloseringen. Zellulose-Ablagerungen bei manchen Klausen so intensiv, daß kein Lumen mehr erkennbar ist, d.h. die ganze Zelle mit Zellulose ausgekleidet ist.
- F 2 ca. 100  $\mu$ . Sehr dickwandige, stark sklerenchymatisierte, meist rechteckig langgestreckte Zellen. Die sehr zusammengedrückt wirkenden, braunen Zellumina sind kaum erkennbar. Beim inneren Teil (60  $\mu$ ) von F 2 sind sowohl Zellwände als auch Zellumina intensiv braun gefärbt, von den Lumina sind nur noch Längsspalten, infolge der starken Zelluloseablagerung geblieben. F 2 geht nahtlos in F 3 über; nur kurze Tüpfelkanäle sichtbar.
- F 3 ca. 10  $\mu$ . Vollkommen kollabiert. Sehr dünne Schicht, Gefäße führend.
- F 4 ca. 20  $\mu$ . Verhältnismäßig große, farblose, langgestreckte, dünnwandige Zellen, nach innen zu meist zerrissen. Samenschale dieser Schicht anliegend. Zellen kleiner als beim richtigen Lithospermum-Typ.
- S 1 ca. 13  $\mu$ . Vollkommen kollabiert.
- S 2 ca. 10  $\mu$ . Endosperm, einzellreihig.

Echium plantagineum L.

Wie *Echium italicum*, dorsale Höcker jedoch nicht so stark ausgeprägt; Spitze nicht so deutlich abgesetzt, Klausenkörper sich allmählich zuspitzend; Farbe grau; dorsaler Kiel die Anheftstelle fast erreichend; warzenbesetzte Oberfläche (Kiele ebenfalls warzenbesetzt); Bauch mit Längs-, Rücken mit Querleisten; Anheftstelle und Gynobasis wie bei *Echium italicum*; bis zu vier reife Klausen.

Maße: L.: 2,9 mm; B.: 2,3 mm; D.: 1,8 mm.

Ca -

- F 1 ca. 25  $\mu$ . Wie bei *Echium italicum*; tropfenförmiges Lumen mit lange ausgezogener Spitze besonders bei Zellen, die Warzen ausbilden.
- F 2 ca. 75  $\mu$ . Farblose, größere, sonst wie bei *Echium italicum* ausgebildete, sklerenchymatisierte F 2-Zellen.
- F 3 ca. 15  $\mu$ . Kollabiertes, hellgelbes Fruchtwandparenchym.
- F 4 wie bei *Echium italicum*.
- S 1 wie bei *Echium italicum*.
- S 2 wie bei *Echium italicum*.

Echium russicum J. F. Gmelin (Abb. 51)

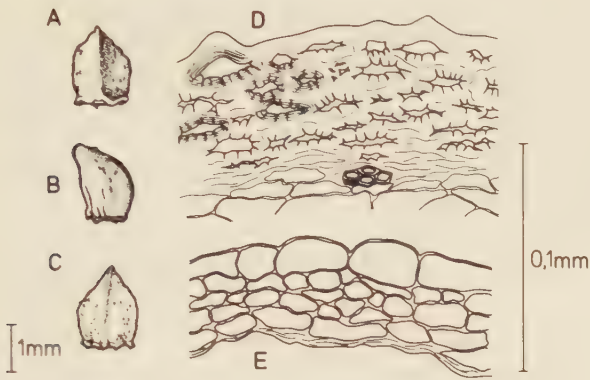


Abb. 51 - *Echium russicum* - A. Klause, Bauchansicht. - B. Klause, Seitenansicht. - C. Klause, Rückenansicht. - D. Fruchtwand, Querschnitt. - E. Samenschale, Querschnitt.

Sehr kleine Klausen, Spitze zum Griffel geneigt; schmale Kiele, dorsaler Kiel die Anheftstelle nicht erreichend; braungefärbte, glänzende Oberfläche mit winzigen, kleinen, in regelmäßigem Abstand zueinander stehenden Warzen (Rastermuster), dazu vereinzelt große, augenfällige Warzen; Anheftstelle ventral in den Kiel gewölbt, basal, mit gelbem Rand und zwei kleinen Zapfen; Gynobasis flach mit dicht beieinander stehenden Anheftstellen und vier ausgereiften Klausen.

Maße: L.: 1,8 mm; B.: 1,2 mm; D.: 1,1 mm.

Ca -

- F 1 ca. 15  $\mu$ . Für *Echium* verhältnismäßig große, meist längliche, an der Zellbasis lokalisierte Epidermis-Zellumina.
- F 2 ca. 35  $\mu$ . Wie bei *Echium italicum*, die einzelnen Lumina jedoch nicht so stark eingeengt.
- F 3 ca. 7  $\mu$ . Fruchtwandparenchym gelb kollabiert, Gefäße enthaltend.

F 4 ca. 13  $\mu$ . Großzelliges, zerrissenes Gewebe.

S 1 ca. 45  $\mu$ . Gut strukturiertes, zur Fruchtwand hin mit großen Zellen (einschließlich Epidermis) abschließendes Samenschalenparenchym, dessen innerer Bereich hellgelb gefärbt und stark kollabiert.

S 2 ca. 10  $\mu$ . Strukturloses, von der übrigen Samenschale meist losgelöstes Endosperm.

#### Echium lusitanicum L.

Fruchtmorphologie der schwarzen Klausen wie bei *Echium russicum*, Oberfläche ebenfalls mit Rastermuster, leicht schräge Anheftstelle.

Maße: L.: 2,4 mm; B.: 1,3 mm; D.: 1,2 mm.

Ca -

Fruchtwand- und Samenschalenaufbau wie bei *Echium italicum*, Unterschiede lediglich in den Maßen der einzelnen Schichten.

F 1 ca. 25  $\mu$ . F 2 ca. 40  $\mu$ . F 3 ca. 6  $\mu$ . F 4 -

S 1 ca. 7  $\mu$ . S 2 ca. 15  $\mu$ .

#### Echium tuberculatum Hoffm. et Link

Nahezu gleiche Fruchtmorphologie wie bei *Echium russicum*, Klausenkörper etwas gedrungener; wellige Oberfläche mit größeren Warzen, aber gleichem Rastergrundmuster.

Maße: L.: 1,8 mm; B.: 1,3 mm; D.: 1,1 mm

Ca -

Anatomie wie bei *Echium italicum*.

F 1 ca. 20  $\mu$ . F 2 ca. 55  $\mu$ . F 3 ca. 10  $\mu$ . F 4 -  
S 1 ca. 15  $\mu$ . S 2 ca. 10  $\mu$ .

Echium rosulatum Lange

Fruchtmorphologie wie bei *Echium russicum*, jedoch ohne Rastergrundmuster.

Maße: L.: 2,2 mm; B.: 1,6 mm; D.: 1,3 mm.

Ca -

Anatomie wie bei *Echium italicum* beschrieben.

F 1 ca. 25  $\mu$ . F 2 ca. 45  $\mu$ . F 3 ca. 13  $\mu$ . F 4 -  
S 1 ca. 13  $\mu$ . S 2 ca. 10  $\mu$ .

Echium orientale L. (Abb. 52)

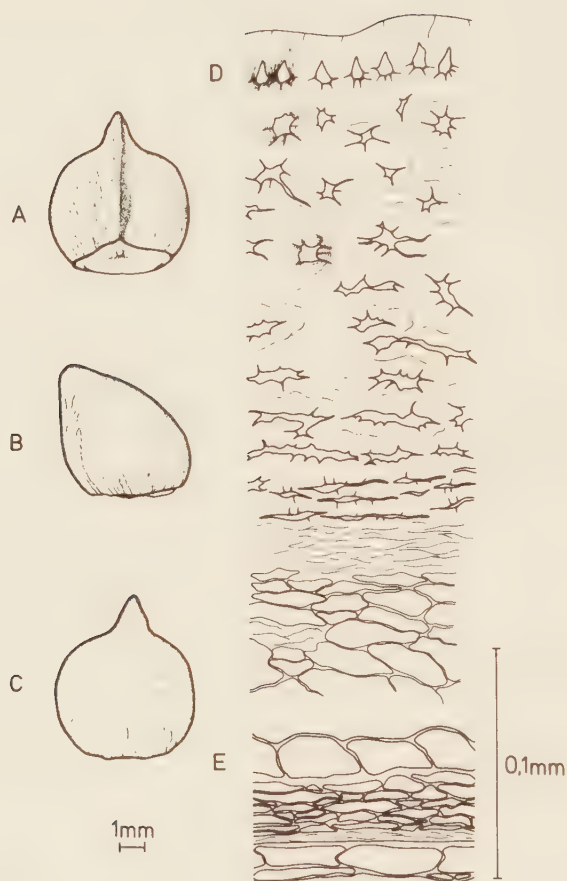


Abb. 52 - *Echium orientale*. - A. Klause, Bauchansicht. - B. Klause, Seitenansicht. - C. Klause, Rückenansicht. - D. Fruchtwand, Querschnitt. - E. Samenschale, Querschnitt.

Plumpe, eiförmige, leicht gebogene Klausen mit kurzer Spitze, dorsale Höcker nur leicht angedeutet; ventraler Kiel, dorsaler Kiel nur im Bereich der Spitze; Oberfläche glatt, nur von der Basis zur Spitze hin leicht gerippt, glänzend, grau bis graubraun gefärbt; basale, schmal berandete, fast herzförmige, zapfenlose Anheftstelle mit zentraler Mulde und leichter, dor-

saler Erhebung; Gynobasis flach, ein bis zwei Klausen ausgereift.

Maße: L.: 6,5 mm; B.: 6,0 mm; D.: 5,0 mm.

Ca -

F 1 ca. 180  $\mu$ . Sklerenchymschicht mit englumigen, meist langgestreckten, braunen Zellumina. Entsprechend dicke, oft gelbe Zellwände, Mittellamellen und ringförmige Zelluloseablagerungen mitunter sichtbar.

F 3 ca. 20  $\mu$ . Gelb, vollkommen kollabiert.

F 4 ca. 60  $\mu$ . Großzellig, dünnwandig, farblos.

S 1 ca. 45  $\mu$ . Samenschalen-Epidermis mit ca. 20  $\mu$  hohen Zellen, daran anschließend kollabierte, noch gut zellulär erhaltene, langgestreckte Zellen.

S 2 ca. 10  $\mu$ . Einzellreihiges, stellenweise zweizellreihiges Endosperm.

Die Gattung *Echium* ist trotz bestehender taxonomischer Schwierigkeiten als Einheit klar zu umreißen. Dies bestätigen auch die anatomischen Untersuchungsergebnisse. Die in Form, Größe und Oberflächengestaltung von Art zu Art stark variierenden Klausen zeigen in ihrer Fruchtanatomie bemerkenswerte Übereinstimmungen. Innerhalb der Gattung konnte keine einzige Art mit Kalkeinlagerung festgestellt werden. Das bei den einzelnen Arten unterschiedlich dicke Perikarp (mehr oder weniger F 2-Zellreihen), ausnahmslos dem *Lithospermum*-Typ folgend, zeigt enorm sklerenchymatisierte Zellen, deren Lumina, meist dunkelbraun gefärbt, nahezu vollständig eingeengt sein können. Das gleiche gilt für die Epidermis mit ihren immer basal gelegenen, in der Form von quadratisch bis tropfenförmig variierenden Restzellumina.

*Echium orientale*, in Kleinasien verbreitet, bei Gürke (1897) ihrer glatten "Riesenklausen" wegen noch als eigene, monotypische Gattung geführt, wird Johnston (1953b) folgend, bei *Echium* belassen, zumal sich in fruchtanatomischer Hinsicht die für *Echium* charakteristische, carbonatfreie Fruchtwand ergibt und keine gravierenden Unterschiede zu dieser Gattung feststellbar sind.

Lobostemon Lehm.

Lobostemon glaucophyllus Buek. (Abb. 53)

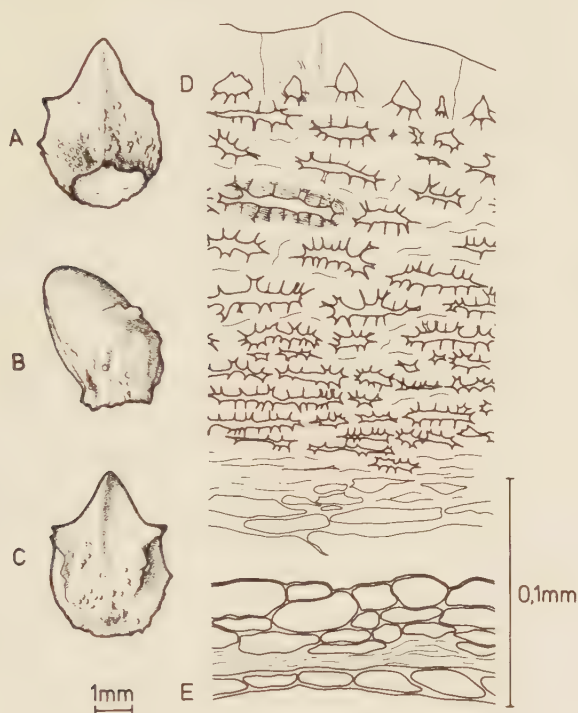


Abb. 53 - *Lobostemon glaucophyllus*. - A. Klause, Bauchansicht. - B. Klause, Seitenansicht. - C. Klause, Rückenansicht. - D. Fruchtwand, Querschnitt. - E. Samenschale, Querschnitt.

Mehr oder weniger gebogene Klausen mit nicht besonders stark abgesetzten Höckern, deren Ränder gradförmig mit bizarren Vorsprüngen versehen; abgerundete Spitze; stark vorspringender, ventraler Kiel, dorsaler Kiel kantig, die Anheftsstelle nicht erreichend; stark berandete, nahezu kreisförmige Anheftsstelle mit angedeuteten Zapfenresten; graubraune bis beige, glänzende, stellenweise, besonders im unteren Teil der Klause mit niederen Warzen versehene Oberfläche, wie bei

Echium mit vielen winzigen Warzen (Rastermuster) versehen; Gynobasis flach, ein bis zwei Klausen ausgereift.

Maße: L.: 4,7 mm; B.: 3,3 mm; D.: 3,0 mm.

Ca -

F 1 ca. 35  $\mu$ . Epidermis mit tropfenförmigen, basalen, braunen Lumina; ringförmige Zelluloseablagerungen.

F 2 ca. 150  $\mu$ . Sklerenchymschicht mit langgestreckten, braunen, nach innen zu immer stärker eingeengten Lumina; innenliegender Bereich (ca. 85  $\mu$ ) mit braun gefärbten Zellwänden versehen; ringförmige Zelluloseablagerungen meist gut erkennbar.

F 3 ca. 10  $\mu$ . Gelb, vollkommen kollabiert.

F 4 ca. 25  $\mu$ . Großzelliges, etwas dickwandiges, nach innen zerrissenes Gewebe.

S 1 ca. 40  $\mu$ . Im äußeren Bereich großzelliges (einschließlich Epidermis), innen kollabiertes Samenschalenparenchym.

S 2 ca. 15  $\mu$ . Einzellreihiges Endosperm, stellenweise 2 - 3 weitere Zellreihen vorkommend, in der Lumengröße jedoch stark abnehmend.

#### Lobostemon fruticosus Buek.

Gebogene, Lobostemon glaucophyllus sehr ähnliche Klausen, dorsaler Höcker aber kaum erkennbar; dorsaler Kiel nur auf die Spitze beschränkt; beige, glänzende, leicht marmorierte Oberfläche mit zapfenförmigen, hellbraunen Warzen und Rastergrundmuster; konvexe, schmal berandete Anheftstellen mit zwei kleinen, höckerigen Gebilden; Gynobasis mit eng beieinanderstehenden, konkaven Anheftstellen und vier ausgereiften Klausen.

Maße: L.: 3,5 mm; B.: 2,5 mm; D.: 2,5 mm.

Ca -

F 1 ca. 35 u. Wie Lobostemon glaucophyllus.

F 2 ca. 150 u. Wie Lobostemon glaucophyllus.

F 3 ca. 10 µ. Wie Lobostemon glaucophyllus.

F 4 ca. 15 u. Zerrissenes Gewebe mit dicken, gelben Zellwänden.

S 1 ca. 30 u. Vollkommen kollabiertes Samenschalenparenchym, zu S 2 brauner, abgesetzter Streifen erkennbar.

S 2 ca. 10 u. Strukturloses, hellgelbes Endosperm.

#### Lobostemon montanus Buek.

Plumpe, leicht asymmetrische, gebogene, Lobostemon glaucophyllus ähnliche Klausen ohne dorsale Höcker, stattdessen mit deutlichen, mit vorspringenden Zapfen versehenen Randleisten; Bauch schräg, Rücken stark konvex, glänzende Oberfläche mit unregelmäßig verteilten, bizarren, stiftförmigen, hellbraunen Zapfen und Rastergrundmuster; fast halbkreisförmige konkave Anheftstelle mit mächtigem Rand und zwei Zäpfchen; Gynobasis mit einer konvexen Anheftstelle und einer ausgereiften Klause.

Maße: L.: 5,0 mm; B.: 3,5 mm; D.: 3,5 mm.

Ca -

F 1 ca. 35 µ. Tropfenförmige bis längliche, braune, an der Zellbasis orientierte Epidermiszellumina.

F 2 ca. 100 µ. Wie Lobostemon glaucophyllus.

F 3 ca. 20 µ. Vollkommen kollabiert.

- F 4 ca. 30  $\mu$ . Großzelliges, verhältnismäßig dickwandiges, oft zerrissenes Gewebe; Zellwände gelb gefärbt.
- S 1 ca. 30  $\mu$ . Vollkommen kollabiert.
- S 2 ca. 15  $\mu$ . Strukturloses, gelbes Endosperm.

Echiostachys Levyns

Echiostachys spicatus Levyns (Abb. 54)

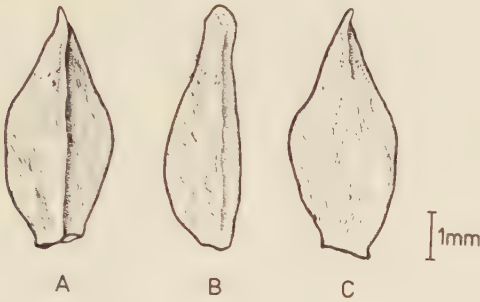


Abb. 54 - *Echiostachys spicatus*. -  
A. Klause, Bauchansicht. - B. Klause,  
Seitenansicht. - C. Klause, Rückenansicht.

Schlanke, aufrechte Klausen mit entenschnabelförmiger Spitze und verhältnismäßig stark hervortretendem, ventralem Kiel, dorsaler Kiel nur im oberen Klausendrittel ausgebildet; Oberfläche leicht faltig mit vereinzelt Warzen und winzigen, oft abgebrochenen, glasigen Haaren, besonders dorsal und in der oberen Klausenhälfte lokalisiert; auch hier Rastergrundmuster vorhanden; Farbe braun-oliv, leicht glänzend; kleine dreieckige, basale Anheftstelle mit großem Funiculuskanalloch; flache Gynobasis mit ein bis zwei reifen Klausen.

Maße: L.: 5,0 mm; B.: 2,2 mm; D.: 1,5 mm.

Ca -

F 1 ca. 20  $\mu$ . Längliche, rechteckige, seltener tropfenförmige an der Zellbasis lokalisierte, hellbraune Epidermiszellumina, zur Oberfläche hin Höcker ausbildend.

F 2 ca. 25  $\mu$ . Sklerenchymschicht mit englumigen, langgestreckten Zellen; Mittellamellen und Zelluloseringe stellenweise erkennbar.

- F 3 ca. 15  $\mu$ . Gelbe, Gefäße führende, kollabierte Parenchymschicht.
- F 4 ca. 25  $\mu$ . Großzellig, farblos, dünnwandig, zerrissen.
- S 1 ca. 30  $\mu$ . Stark kollabiertes, gelbes Samenschalenparenchym mit ca. 1  $\mu$  dicken Begrenzungsstreifen zu S 2.
- S 2 ca. 6  $\mu$ . Stellenweise einzellreihiges, meist aber strukturloses, farbloses bis hellgelbes Endosperm.

Die ca. 30 Arten umfassende, nur in Südafrika vorkommende, *Echium* sehr nahestehende Gattung *Lobostemon* zeigt auch in fruchtanatomischer Hinsicht einen analogen Aufbau. Auch hier fehlt jegliche Kalkeinlagerung, Epidermis und F 2-Schicht sind ebenso kleinlumig und dickwandig. Die Klausenoberfläche weist wie bei *Echium* und *Lithodora* winzige Warzen auf (Rasterstruktur), jedoch ist derzeit nicht abzuschätzen, wie weit dies als Verwandtschaftsmerkmal gewertet werden kann. Ob die von Levyns (1934) abgetrennte, von Johnston (1953b) nicht anerkannte, aus drei Arten bestehende Gattung *Echio-stachys* als eigenständige Gattung aufrecht erhalten werden sollte, ist durch die Karpologie nicht begründbar. Die sehr eigenwillig geformten, mit einzelnen, winzigen Haaren versehenen Klausen zeigen außer in der Fruchtwandstärke im inneren Aufbau keinen Unterschied zu *Lobostemon*. Das Oberflächenrastermuster ist auch bei der hier untersuchten Art *Echio-stachys spicatus* wieder vorhanden.

Halacsya Dörfler

Halacsya sendtneri (Boiss.) Dörfler (Abb. 55)



Abb. 55 - *Halacsya sendtneri*. -  
A. Klause, Bauchansicht. - B. Klause,  
Seitenansicht. - C. Klause, Rücken-  
ansicht.

Dorsi-ventral zusammengedrückte, höckerförmige Klauen, im  $45^{\circ}$ -Winkel gebogen; vorspringender, ventraler Kiel, dorsaler Kiel nur im Bereich der Spitze, dann allmählich auslaufend; Rücken konvex, Bauch gerade; basale, dunkelbraune bis schwarze, rauhe, dreiseitige (Grundlinie konvex) Anheftstelle mit schmalen, niedrigem Rand; graue bis bräunliche, glänzende, mehr oder weniger flachwarzige (zusammenhängende und ineinanderlaufende Warzen ergeben einen runzeligen Eindruck, besonders dorsal) Oberfläche mit Rastergrundstruktur; Gynobasis pyramidal mit deutlich getrennten, dunkelbraunen bis schwarzen, rauhen, knorpelig berandeten Anheftstellen und ein bis zwei ausgereiften Klauen.

Maße: L.: 2,8 mm; B.: 2,0 mm; D.: 1,2 mm.

Ca -

F 1 ca. 15  $\mu$ . Typische Echiium-Epidermis mit meist tropfenförmigen, braunen Lumina, deren Spitze die winzigen Warzen der Fruchtoberfläche ausbildend.

F 2 ca. 35  $\mu$ . Sklerenchym-Schicht mit kleinen braunen Lumina und Zelluloseringen; die großen Warzen und Erhebungen der Klausenoberfläche werden von dieser F 2-Schicht gebildet.

- F 3 ca. 40  $\mu$ . Großzelliges, verhältnismäßig dickwandiges Fruchtwandparenchym mit gelben Zellwänden.
- F 4 ca. 15  $\mu$ . Dünnwandiges, farbloses, meist zerrissenes Gewebe, bisweilen vollständig fehlend.
- S 1 ca. 25  $\mu$ . Kollabiertes, gelb gefärbtes Samenschalenparenchym; Epidermis, ca. 15  $\mu$ , nur stellenweise zellulär erhalten, sonst kollabiert; innere Cuticula zu S 2 erkennbar.
- S 2 ca. 15  $\mu$ . Einzellreihiges, farbloses Endosperm.

Die monotypische, auf dem Balkan beheimatete, unter Zwackhia beschriebene, von Dörfler (1903) neu benannte Gattung Halacsya, bei Gürke (1897) in der Tribus Echieae stehend, zeigt frucht-anatomisch dasselbe Verhalten wie die Gattungen Echium, Lobostemon und Echiostachys. Fruchtmorphologisch fällt auch hier wieder die feinwarzige Oberflächenstruktur auf.

Eine nähere Verwandtschaft zu Moltkia kann karpologisch nicht begründet werden, wenn man von der abweichenden Art Moltkia doerfleri absieht, die keine Kalkeinlagerungen und auch sonst nahezu die gleiche Anatomie wie Halacsya besitzt. Dagegen sind die verwandtschaftlichen Beziehungen zu Echium nach obigen Ergebnissen zweifellos stärker als Johnston (1953b) annimmt.

Gürke (1897) faßte die Gattungen Echium, Lobostemon, Megacaryon, Zwackhia und Echiochilon zu einer eigenen Tribus Echieae zusammen. Das entscheidende Merkmal zur Abtrennung, das sich nach Johnston (1924 b, 1954 b) aber nicht ausschließlich auf diese Echieengattungen beschränkt, bestand Gürkes Meinung nach in der zygomorphen Blütenkrone. Weitere Gattungen mit denselben Merkmalen sind u.a. Alkanna, Amsinckia, Macromeria, Moltkiopsis. Aufgrund dieser Tatsache und den engen Beziehungen zu den Lithospermeae begründete Johnston (1924 b) seine Kombination der beiden Tribus:

"As the vegetative and fruiting structures of the Lithospermeae and the Echieae are quite similar, it seems best, especially since zygomorphy in the Echieae is probably polyphyletic, to combine the two tribes as is done in this paper."

Echiochilon wurde schließlich (1954 b) den Eritrichieae zugeordnet. Hierzu schreibt Johnston (1957):

"The differences between the corollas of Echiochilon and Echium are more significant than are the similarities. This is perhaps not surprising, for if one considers all characters in corolla, stamens, pollen, stigmas and nutlets, it seems impossible that the two genera could be immediately or even closely related."

Im Endeffekt gelangt Johnston so wieder zu der bereits von Bentham & Hooker (1873) vorgenommenen Einordnung dieser Gattungen:

Echium-Lithospermeae

Lobostemon-Lithospermeae

Zwackhia (=Halacsya)-Lithospermeae

Echiochilon-Eritrichieae.

Meine Untersuchungen ergeben nun, daß die Gattungen Echium (incl. Megacaryon), Lobostemon (incl. Echiostachys) und Halacsya (=Zwackhia) nach ihren oben dargestellten karpologischen Befunden als eng zusammengehörend bewertet werden müssen. Da zudem die Gattung Echiochilon auch in ihrer Fruchtanatomie von den übrigen Echieae stark abweicht, ist eine Zusammenfassung obiger, sehr nahe verwandter Gattung zu einer gesonderten Gruppe innerhalb der Lithospermeae sinnvoll, zumal auch die nahe Verwandtschaft Echium/Lobostemon und die Beziehungen dieser Gattungen zu Halacsya bestätigt werden. Ob diese Gruppe den Status einer Subtribus Echiinae erhalten kann, muß zu einem späteren Zeitpunkt überprüft werden. Zu erwähnen ist hier, daß Berman (1926) nach ihren karpologischen Untersuchungen die Echieae sensu Bentham & Hooker (1873), also incl. Echiochilon, in die Nähe der Lithospermeae stellt. Die Stellung von Echiochilon im Grenzbereich Lithospermeae/Eritrichieae wird nachfolgend zusammen mit den Gattungen Megastoma und Sericostoma diskutiert werden.

Alkanna Tausch

Alkanna orientalis Boiss. (Abb. 56)

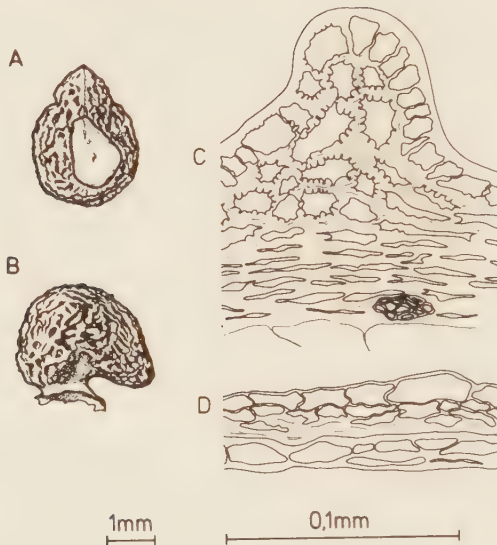


Abb. 56 - *Alkanna orientalis*. - A. Klause, Bauchansicht. - B. Klause, Seitenansicht. - C. Fruchtwand, Querschnitt. - D. Samenschale, Querschnitt.

Nierenförmige, etwas unterhalb der Mitte stark gekrümmte (ca.  $130^{\circ}$ ) und die größte Breite aufweisende, rund zugespitzte, hellbraune, matte Klausen mit gestielter, leicht gedrehter Areole; durch die Krümmung stark gebuchteter Bauch; Rücken im Umriß halbkreisförmig; ventraler Kiel in Form einer dünnen Bauchnaht erkennbar, dorsaler Kiel nur im Bereich der Spitze angedeutet; kompliziert gestaltete Oberfläche: einzeln stehende große Warzen, meist aber zu unregelmäßig verlaufenden, vorspringenden Leisten zusammenfließend und so eine völlig ungeordnete Netzstruktur bildend; glatter Stiel; basale, längliche, dreiseitige, fast tropfenförmige, schmal berendete Areole mit leicht vorspringendem, polsterigem Anheftgewebe, ventral liegender, winziger Funiculuskanalöffnung und kleinem Zapfen;

angeschwollene, knorpelige Gynobasis mit scharf berandeten, konkaven in verhältnismäßig weitem Abstand stehenden Klausenanheftstellen; bis zu drei reife Klausen.

Maße: L.: 2,8 mm; B.: 2,2 mm; D.: 2,5 mm.

Ca ++

- F 1 ca. 15  $\mu$ . Vielfältig geformte, hochkantige bis länglich rechteckige, dünnwandige, inkrustierte Epidermiszellen, Zellumina durch sehr kurze Tüpfelkanäle leicht "gezackt", im Bereich von Warzen oder Leisten an Größe etwas zunehmend; senkrecht und diagonal verlaufende Zelleisten stellenweise vorhanden.
- F 2 ca. 20  $\mu$ . Nur mäßig sklerenchymatisierte zwei- bis dreizellreihige, im Bereich von Warzen und Leisten vier- bis fünfzellreihige, bis zu 90  $\mu$  dicke, mit Calciumcarbonat ausgekleidete, dünnwandige Schicht; einzelne Zellumina mit sehr kurzen Tüpfelkanälen, Zellwände mit charakteristischer Streifen- oder Leistenstruktur; Zellgröße von außen nach innen abnehmend, nahtloser Übergang F 2/F 3.
- F 3 ca. 25  $\mu$ . Kollabierte, gelb gefärbte, leitbündelhaltige, einigermaßen zellulär strukturierte Parenchymschicht.
- F 4 nur noch Zellwandreste des großzelligen, dünnwandigen, farblosen Parenchymgewebes ersichtlich.
- S 1 ca. 23  $\mu$ . Samenschalenparenchym mit großlumiger Epidermis; den beiden anschließenden kollabierten Zellreihen folgt eine vollkommen kollabierte, gelbe Schicht (ca. 5  $\mu$ ) mit innerer Cuticula.
- S 2 ca. 15  $\mu$ . Einzellreihiges, farbloses Endosperm, stellenweise nach innen zu weitere ein bis zwei Reihen, spaltförmiger, offenbar stark ausgezehrter Zellen aufweisend.

Alkanna primuliflora Griseb. (Abb. 57)

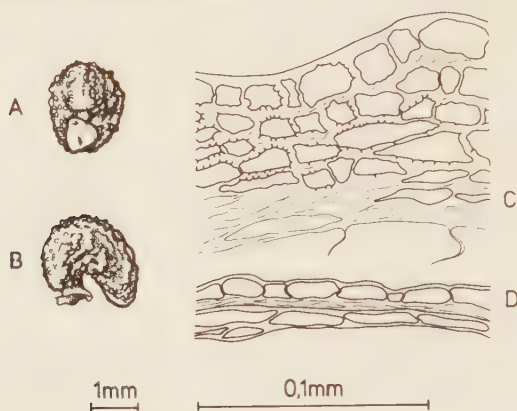


Abb. 57 - *Alkanna primuliflora*. - A. Klause, Bauchansicht. - B. Klause, Seitenansicht. - C. Fruchtwand, Querschnitt. - D. Samenschale, Querschnitt.

Im Habitus *Alkanna orientalis* sehr ähnliche, braune, matte Klausen, deren runde Spitze über die Areolenebene hinausragend; unterschiedlich sind der stärker hervortretende ventrale Kiel, der bis zur Klausenhälfte reichende dorsale Kiel, die stärkere Baueinbuchtung, die kleinere Areole und vor allem die anders gestaltete Oberfläche, bestehend aus großen und kleinen, meist einzelstehenden, selten zusammenfließenden Warzen; knorpelige Gynobasis mit meist zwei einzelstehenden, konkaven, einen schmalen, scharfen Rand aufweisenden, näpfchenförmigen Ansatzflächen.

Maße: L.: 2,3 mm; B.: 1,5 mm; D.: 1,5 mm.

Ca ++

F 1 ca. 15  $\mu$ . Wie *Alkanna orientalis*.

F 2 ca. 35  $\mu$ . Meist vierzellreihige, im Bereich von Warzen an Zellreihen zunehmende Schicht; Tüpfelung wegen der schwachen Sklerenchymatisierung nur minimal erkennbar;

diagonal verlaufende Zelleisten nur undeutlich; Kalk-  
inkrustierung der ganzen F 2-Schicht.

F 3 ca. 15  $\mu$ . Vollkommen kollabiertes, gelbes, Gefäße führen-  
des Fruchtwandparenchym.

F 4 wie *Alkanna orientalis*.

S 1 ca. 13  $\mu$ . Samenschalenepidermis, der daran anschließende  
restliche Teil der Schicht (ca. 5  $\mu$ ) vollkommen zusammen-  
gedrückt, gelb gefärbt.

S 2 ca. 7  $\mu$ . Wie *Alkanna orientalis*.

*Alkanna calliensis* Heldr. ex Boiss. (Abb. 58)



Abb. 58 - *Alkanna calliensis*. - A. Fruchtwand, Querschnitt. - B. Samenschale, Querschnitt.

In der Form *Alkanna primuliflora* sehr nahe kommend; Spitze  
jedoch noch etwas weiter über die Ansatzflächenebene hinaus-

gezogen (ca. 0,5 mm) und der die kleine, fast kreisförmige Areole tragende, weniger breite Stiel nicht basal, sondern etwas seitlich nach ventral verschoben; ventraler Kiel, dorsaler Kiel nur im obersten Spitzenbereich schwach ausgebildet; Oberflächengestaltung wie *Alkanna orientalis*, durch die größere Zahl von kleineren Warzen und Leisten ein feinmaschigeres Netzwerk vorhanden; wulstige, knorpelige Gynobasis mit ein bis zwei von einem schmalen, etwas erhobenen Rand umgebenen, konkaven Ansatzstellen.

Maße: L.: 3,0 mm; B.: 2,0 mm; D.: 2,5 mm.

Ca ++

F 1 ca. 15  $\mu$ . Wie *Alkanna orientalis*.

F 2 ca. 35  $\mu$ . Nur sehr wenig sklerenchymatisierte, 4 - 5-zellreihige, im Bereich von Warzen und Leisten 8 - 9-zellreihige, bis zu 110  $\mu$  dicke, dünnwandige, vollkommen inkrustierte Schicht; einzelne Zellen meist länglich, in der Größe von außen nach innen abnehmend; nahtloser Übergang F 2/F 3; diagonal verlaufende Zelleisten nur stellenweise erkennbar.

F 3 ca. 25  $\mu$ . Fruchtwandparenchym nur verhältnismäßig wenig kollabiert, Gefäße führend, gelbe Zellwände.

F 4 ca. 20  $\mu$ . Dünnwandiges, farbloses, großzelliges, nach innen zerrissenes Gewebe.

S 1 ca. 13  $\mu$ . Vollkommen kollabiertes Samenschalenparenchym, Zellstruktur der ersten beiden Zellreihen nur spärlich erkennbar.

S 2 ca. 13  $\mu$ . Farbloses, einzellreihiges, stellenweise zweizellreihiges Endosperm.

Alkanna graeca Boiss. & Spruner ssp. baeotica (DC.) Nyman

Sowohl in der Form als auch in der Oberflächenskulptur *Alkanna orientalis* gleich gestaltete, dunkelbraune, matte Klausen; die abgerundete Spitze erreicht durch die etwas starke Klausenkrümmung fast die Areolenebene; Areole nach ventral in eine verlängerte, ca. 0,5 mm lange Spitze auslaufend, Basis des Klausenstiels daher doppelt so lange wie breit; geschwollene, knorpelige, diskusförmige Gynobasis mit zwei bis drei, den Areolen entsprechend geformten, lochartigen Vertiefungen.

Maße: L.: 2,3 mm; B.: 1,4 mm; D.: 2,0 mm.

Ca ++

F 1 ca. 15  $\mu$ . Wie *Alkanna orientalis*.

F 2 ca. 40  $\mu$ . Wie *Alkanna orientalis*.

F 3 ca. 25  $\mu$ . Vollkommen kollabiert, gelb, Gefäße führend.

F 4 nur Bruchstücke erkennbar.

S 1 ca. 10  $\mu$ . Vollkommen kollabiertes Samenschalenparenchym, innerster Bereich (ca. 6  $\mu$ ) intensiv gelb gefärbt.

S 2 ca. 15  $\mu$ . Meist einzellreihiges, stellenweise zweizellreihiges Endosperm.

Alkanna tinctoria (L.) Tausch

In der Form *Alkanna orientalis* entsprechende, dunkelbraune, leicht glänzende Klausen; ventraler, schmaler Kiel, dorsaler Kiel nur schwach ausgebildet; Oberfläche wie bei *Alkanna primuliflora*, nur aus vereinzelt stehenden, ziemlich weit vorspringenden, selten zusammenfließenden, in der Größe ziemlich einheitlichen Warzen bestehend; Gynobasis wie bei *Alkanna orientalis*.

Maße: L.: 2,0 mm; B.: 1,6 mm; D.: 1,8 mm.

Ca ++

F 1 ca. 15  $\mu$ . Wie bei *Alkanna orientalis*.

F 2 ca. 60  $\mu$ . Aus vier bis fünf Zellreihen bestehend, davon ein bis zwei Zellreihen nicht inkrustiert; prinzipiell genauso gestaltet wie bei *Alkanna orientalis*, jedoch etwas stärker sklerenchymatisiert und einzelne Tüpfelkanäle entsprechend länger; Längs- und Diagonalstreifung, besonders im nichtinkrustierten Bereich deutlich.

F 3 ca. 25  $\mu$ . Vollkommen kollabiert, gelb gefärbt, Gefäße enthaltend.

F 4 nur noch Reste vorhanden.

S 1 ca. 13  $\mu$ . Fast strukturloses, kollabiertes Samenschalenparenchym; innere Cuticula mit Sudan III deutlich nachweisbar.

S 2 ca. 10  $\mu$ . Zweizellreihiges, farbloses Endosperm.

#### *Alkanna stribrnyi* Velen.

Form und Oberflächenskulptur wie bei *Alkanna orientalis*, einzelne Warzen und Leisten jedoch höher, weiter vorspringend und dadurch eine noch größere Oberfläche ausbildend; leicht pyramidale, knorpelige Gynobasis mit vier getrennten, scharf berandeten, konkaven, näpfchenförmigen Anheftstellen.

Maße: L.: 2,5 mm; B.: 2,0 mm; D.: 2,3 mm.

Ca +

F 1 ca. 15  $\mu$ . Wie *Alkanna orientalis*.

- F 2 ca. 20  $\mu$ . Zwei- bis dreizellreihig, im Bereich von Warzen und Leisten drei- bis fünfzellreihig; nur die äußerste Zellreihe inkrustiert; sonst wie *Alkanna orientalis*.
- F 3 ca. 25  $\mu$ . Vollkommen kollabiert, gelb, Gefäße führend.
- F 4 nur noch Reste vorhanden.
- S 1 ca. 20  $\mu$ . Drei bis vier Reihen (incl. Epidermis) zellulär ausgebildet, innerer Teil (ca. 3  $\mu$ ) gelb gefärbt, kollabiert.
- S 2 ca. 30  $\mu$ . Dreizellreihiges Endosperm, nährstoffreich, meist verschwommene Struktur.

Bei der vorliegenden Art standen zur Untersuchung nur unausgereifte Früchte zur Verfügung. Fruchtanatomisch zeigt sich dies an der verhältnismäßig geringen Kalkeinlagerung und dem noch ziemlich unverbrauchten, nährstoffreichen Endosperm.

Die ca. 30 Arten umfassende, hauptsächlich im Mittelmeergebiet verbreitete Gattung *Alkanna* galt früher der vermeintlich lateralen Klausenanheftstelle und der gestielten, gebogenen, vom Lithospermeenhabitus sehr abweichenden Früchte wegen als *Anchusee* (vergleiche Bentham & Hooker 1873, Gürke 1897). Ähnlich, aber weitaus weniger gekrümmte Klausen findet man in den Gattungen *Moltkia* und *Halacsya*. Johnston (1924 b) stellt die Gattung zu den *Lithospermeae* und demonstriert den wahren Sachverhalt der Klausenbefestigung:

"It (*Alkanna*) seems best referred to the *Lithospermeae*, since, as shown by the direction of the funicle and the bent seed, the nutlets are in fact basally attached. Although attached by the morphological base, the sharp bend at the middle of the nutlet gives an impression of a lateral attachment."

Zusammen mit der basalen Areole und vor allem der Ausbildung von zwei Narben gelangt der Autor zu seiner Tribuszuordnung, die durch meine Untersuchungen erhärtet werden.

Die nur unter großen Schwierigkeiten anzufertigenden Schnitte (starke Calciumcarbonat-Einlagerung und dünne Zellwände bewirken beim Schneiden ein Zerbröseln des Präparates) zeigen bei sämtlich untersuchten Arten ein vollkommen einheitliches Ergebnis. Die für Anchuseae charakteristischen, in die Länge gezogenen, kalkfreien Epidermiszellen mit ihren strahlig verdickten Wänden fehlen. Stattdessen findet man rechteckige, fast nie sklerenchymatisierte, dünnwandige, vollständig inkrustierte Epidermiszellen in einer Form, wie sie meistens auch bei den Lithospermeae vorkommen.

Die F 2-Schicht weist nur eine leichte Sklerenchymatisierung auf. Diagonal verlaufende Zelleisten (Zellwandbildungen) konnten nur bei *Alkanna* und *Podonosma* festgestellt werden.

Die etwas isolierte Stellung innerhalb der Lithospermeae, die auch Riedl (1967) diskutiert, erscheint mir nicht zuletzt auch der karpologischen Befunde wegen als gegeben. Berman (1926) gelangt zu einer ähnlichen Feststellung:

"La structure générale du péricarpe se rapproche plutôt de celle que nous allons rencontrer chez les Lithospermées."

Podonosma Boiss.

Podonosma syriacum (Labill.) Boiss (Abb. 59)

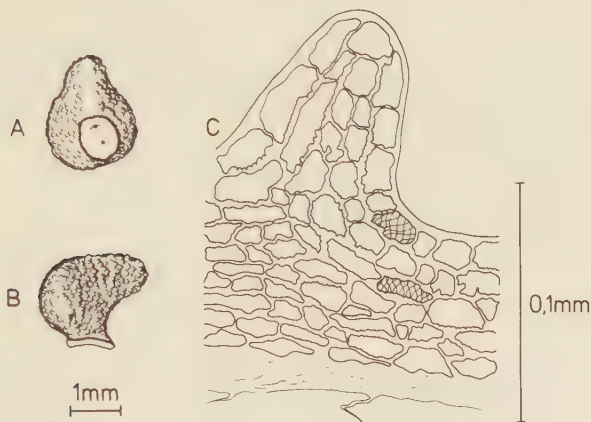


Abb. 59 - *Podonosma syriacum*. - A. Klause, Bauchansicht. - B. Klause, Seitenansicht. - C. Fruchtwand, Querschnitt.

Eiförmige, etwas unterhalb der Mitte um fast  $90^\circ$  gebogene und die größte Breite aufweisende, rund zugespitzte, hellbraune, leicht glänzende Klausen mit gestielter, leicht gedrehter Areole; breiter, kaum vorspringender, ventraler Kiel, dorsaler Kiel fehlt; Oberfläche mit vielen regelmäßig angeordneten, runden, einzelstehenden Warzen, Stiel glatt; basale, fast elliptische, gestielte Areole mit vorspringendem, polsterigem Anheftgewebe, ventral liegendem Funiculuskanalloch und zentral lokalisiertem Zäpfchen; flache Gynobasis mit meist zwei vollkommen getrennten, elliptischen, näpfchenförmigen, mit einem scharfen, hochgezogenen Rand versehenen Anheftstellen.

Maße: l.: 2,2 mm; B.: 1,7 mm; D.: 1,9 mm.

Ca ++

F 1 ca. 15  $\mu$ . Sehr dünnwandige, vollkommen inkrustierte, meist längliche, gerillte, Epidermiszellen mit häufig auftretenden Längs- oder Diagonalleisten (in der Zeichnung angedeutet).

- F 2 ca. 40  $\mu$ . Sehr dünnwandige, 5 - 6-zellreihige, im Warzenbereich vielzellreihige Schicht aus länglichen, gerillten, mit Kalk vollständig ausgefüllten Zellen bestehend; Diagonalleisten vorhanden.
- F 3 ca. 15  $\mu$ . Vollkommen kollabiertes, gelbes, Gefäße führendes Fruchtwandparenchym.
- F 4 nur noch Gewebsbruchstücke vorhanden.
- S 1 ca. 10  $\mu$ . Stark kollabiertes Samenschalenparenchym, innerer Teil (ca. 5  $\mu$ ) als gelber, zusammenhängender Streifen ausgebildet.
- S 2 ca. 10  $\mu$ . Einzellreihiges, stellenweise zweizellreihiges, farbloses Endosperm.

Von der aus zwei Arten bestehenden, im arabischen Raum verbreiteten Gattung *Podonosma* konnte lediglich *Podonosma syriacum* untersucht werden. Material von *Podonosma galalense* Boiss. stand nicht zur Verfügung.

Die fruchtmorphologische, von Johnston (1954 a) bereits diskutierte Ähnlichkeit zu *Alkanna* bestätigt sich in vollkommener Übereinstimmung hinsichtlich der Klausenanatomie. Die dort angeführten, für die *Lithospermaceen*-Zugehörigkeit ausschlaggebenden Punkte gelten analog für *Podonosma*.

Auf die Ähnlichkeit der Gattung zu *Onosma* in der Blütenmorphologie sei an dieser Stelle hingewiesen (vergleiche Johnston 1954 a). In der Karpologie läßt sich im Augenblick keine derartige Beziehung erkennen. Weitere Untersuchungen zur systematischen Stellung gerade im Hinblick auf die Verwandtschaftsbeziehungen zu *Alkanna* und *Onosma* wären wünschenswert.

Echiochilon Desf.

Echiochilon fruticosum Desf. (Abb. 60)

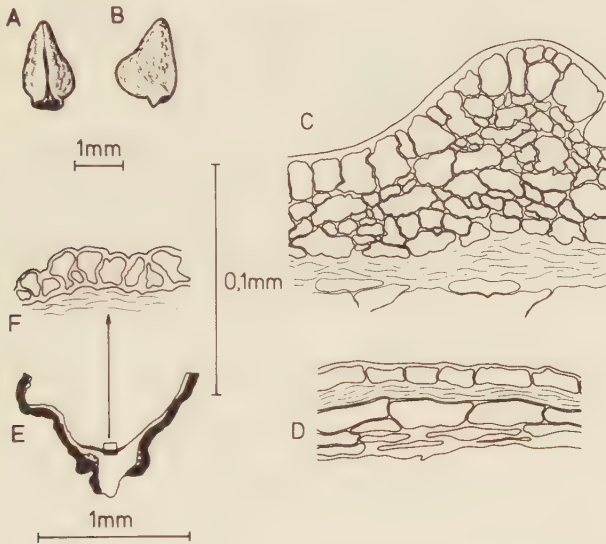


Abb. 60 - *Echiochilon fruticosum*. - A. Klause, Bauchansicht. - B. Klause, Seitenansicht. - C. Fruchtwand, Querschnitt. - D. Samenschale, Querschnitt. - E. Fruchtwand, Querschnitt im Bereich der Anheftstelle, Übersicht. - F. Fruchtwand, Querschnitt im Bereich der Anheftstelle, Detail.

Birnenförmig zugespitzte, aufrechte, in der Mitte im  $90^{\circ}$ -Winkel gebogene, hellgraue bis hellbraune, manchmal dunkelbraun marmorierte, leicht glänzende, schwach gestielte Klausen mit ausgebuchtetem Höckerrücken; gerader, vertikaler, kantig vorspringender Bauch, Rücken im Aufriß sattelförmig; nur ventraler Kiel ausgebildet, sehr flachwarzige bis glatte Oberfläche; laterale, dreieckige, schräge, schwach gestielte, ca. 0.5 mm breite, apikal zusammengezogene und mit einer engen Furche in den Kiel auslaufenden Anheftstelle mit zentralem Funiculuskanalloch; ca. 1 mm hohe, pyramidale, ab der oberen Hälfte sich stark verjüngende Gynobasis mit drei bis vier Anheftstellen.

Maße: L.: 1,7 mm; B.: 1,0 mm; D.: 1,2 mm.

Ca ++

F 1 ca. 20  $\mu$ . Verhältnismäßig große, sich deutlich abhebende, dünnwandige, vollkommen inkrustierte, leicht gebuchtete Epidermiszellen mit blasigen Wandstrukturen.

F 2 ca. 30  $\mu$  (im Warzenbereich bis zu 60  $\mu$ ). In Größe und Form variierende, dünnwandige, parenchymähnliche, teilweise gebuchtete Zellen, drei bis vier der innenliegenden Zellreihen nur enge spaltförmige Lumina zeigend; Kalk-einlagerungen die beiden innersten Zellreihen meist nicht erfassend.

F 3 ca. 13  $\mu$ . Gelbes, vollkommen kollabiertes, Gefäße führendes Fruchtwandparenchym.

F 4 ca. 10  $\mu$ . Nur stellenweise erhaltenes, dünnwandiges, großzelliges, farbloses Gewebe.

Anheftstellenschnitt: Deutlich von F 3 abgesetzte Schicht aus einer Reihe großer, bis zu 15  $\mu$  hoher, mit Calciumcarbonat vollkommen inkrustierter, verhältnismäßig dickwandiger Zellen.

S 1 ca. 13  $\mu$ . Samenschalenepidermis (ca. 7  $\mu$ ), daran anschließend gelbe, kollabierte Schicht (ca. 6  $\mu$ ).

S 2 ca. 20  $\mu$ . 2-3-zellreihiges Endosperm

Echiochilon fruticosum Desf. var. sieberi I. M. Johnston (Abb. 61)

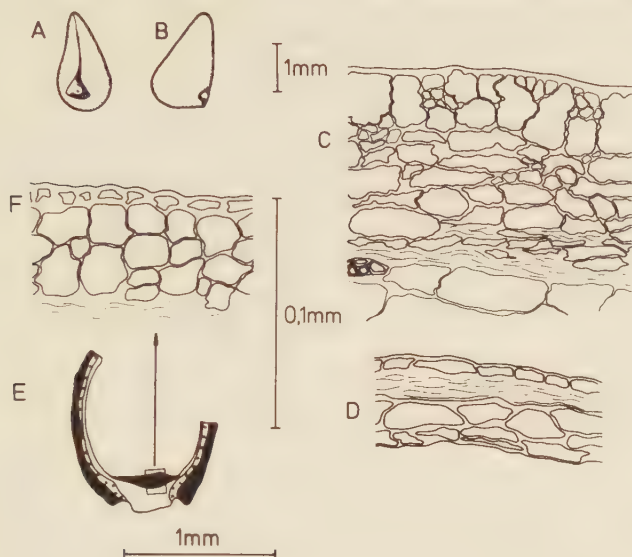


Abb. 61 - *Echiochilon fruticosum* var. *sieberi*. - A. Klause, Bauchansicht. - B. Klause, Seitenansicht. - C. Fruchtwand, Querschnitt. - D. Samenschale, Querschnitt. - E. Fruchtwand, Querschnitt im Bereich der Anheftstelle, Übersicht. - F. Fruchtwand, Querschnitt im Bereich der Anheftstelle, Detail.

*Echiochilon fruticosum* sehr ähnliche, elfenbeinfarbene, leicht glänzende, vollkommen glatte Klausen; gerundeter, sackartiger, nicht sattelförmiger Rücken; laterale Areole nicht gestielt.

Maße: L.: 2,0 mm; B.: 1,2 mm; D.: 1,3 mm.

Ca ++

F 1 ca..25  $\mu$ . Wie bei *Echiochilon fruticosum*.

F 2 ca. 40  $\mu$ . Wie bei *Echiochilon fruticosum*; größere, langgestrecktere, etwas dickwandigere Zellen (innerste Reihen oft zu spaltförmigen Lumina zusammengedrückt), nicht als Unterscheidungsmerkmal zu voriger Art verwertbar.

F 3 ca. 15  $\mu$ . Wie bei *Echiochilon fruticosum*.

F 4 ca. 15  $\mu$ . Wie bei *Echiochilon fruticosum*.

Anheftstellenschnitt: 4 - 5-zellreihiges, inkrustiertes Gewebe; innerste Zellreihe dickwandig, kleinumig, anschließende Zellreihen großlumig, dünnwandig, parenchymatisch.

S 1 ca. 20  $\mu$ . Wie bei *Echiochilon fruticosum*.

S 2 ca. 25  $\mu$ . Wie bei *Echiochilon fruticosum*.

*Echiochilon lithospermoides* (S. Moore) I. M. Johnston

Aufrechte, plumpe, rotbraune, in der Form sehr an Lithospermeen erinnernde Klausen mit zwei, leicht angedeuteten dorsalen Höckern; gerader, vertikaler Bauch, Rücken konvex; breiter, lediglich ventraler Kiel, die sich fast bis zur Spitze hochziehende, auslaufende Areole enthaltend; Oberfläche kugelig mit Warzen unterschiedlicher Größe ausgestattet; laterale, schräge, dreieckige, ca. 1,2 mm breite, apikal zusammengezogene, in den Kiel auslaufende Areole mit gestieltem Funiculuskanalloch; 1,7 mm hohe, pyramidale, an der Basis ca. 1,2 mm breite, sich nach oben stark verjüngende Gynobasis mit 1 - 4 angehöhlten, den Areolen angepaßten Anheftstellen.

Maße: L.: 2,2 mm; B.: 2,2 mm; D.: 1,6 mm.

Ca ++

F 1 ca. 30  $\mu$ . Wie *Echiochilon fruticosum*; einzelne Zellwände etwas dicker, gehäufteres Auftreten der blasigen Strukturen (bei dicken Schnitten besonders deutlich).

F 2 ca. 170  $\mu$ . Verhältnismäßig dicke, in den Maßen je nach Warzen- oder Hügelbildung ziemlich variierende, vollkommen inkrustierte, etwas dickwandigere Schicht als bei *Echiochilon fruticosum*; im äußeren Bereich (ca. 90  $\mu$ ) teil-

weise sehr blasige Zellwandstrukturen, im restlichen Bereich großlumige, gerillte Zellen mit Leistenstruktur.

F 3 ca. 25  $\mu$ . Gelbbraune, kollabierte, Gefäße führende Parenchymschicht.

F 4 ca. 20  $\mu$ . Nur stellenweise vorhandenes, großzelliges, farbloses, dünnwandiges Gewebe.

Anheftstellenschnitt: Vier bis fünfzellreihiges, inkrustiertes Gewebe; innerste Zellreihe aus dünnwandigen, großlumigen, hochkantigen Zellen, äußere Zellreihen, zwischen der F 3-Schicht und der innersten Zellreihe liegend, aus mehr länglichen, dickwandigen, gerillten Zellen, teilweise mit Leistenstruktur.

S 1 ca. 13  $\mu$ . Gelbbraunes, nahezu vollkommen kollabiertes Samenschalenparenchym mit innerer Cuticula (ca. 1  $\mu$ ).

S 2 ca. 13  $\mu$ . Einzellreihiges Endosperm.

Echiochilon kotschy (Boiss.) I. M. Johnston (Abb. 62)

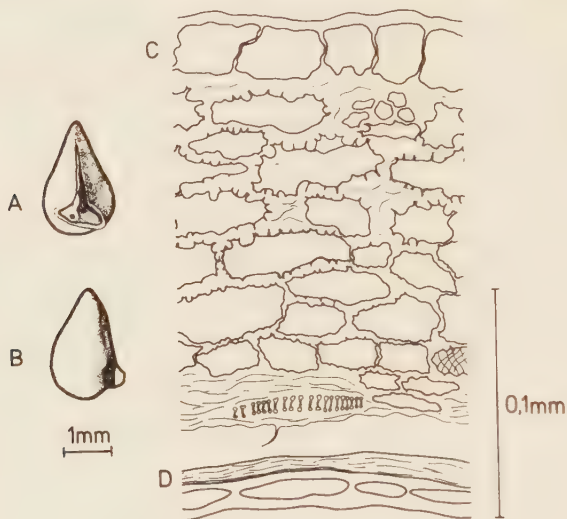


Abb. 62 - *Echiochilon kotschy*. - A. Klause, Bauchansicht. - B. Klause, Seitenansicht. - C. Fruchtwand, Querschnitt. - D. Samenschale, Querschnitt.

Aufrechte, zugespitzte, *Echiochilon fruticosum* var. *sieberi* sehr ähnliche, elfenbeinfarbene, teilweise auch rosa gefärbte, leicht glänzende Klausen; gerader, vertikaler Bauch, sackartiger Rücken; vorspringender, ventraler Kiel; Oberfläche glatt bis leicht gewellt; laterale, vertikale bis schräge, wulstig umrandete, an der Basis 1 mm breite, dreiseitige, apikal zusammenlaufende, in den Kiel ziehende Areole mit  $\pm$  vorgewölbtem Befestigungsgewebe und  $\pm$  gestielter Funiculuskanalöffnung; pyramidale Gynobasis mit lediglich einer Anheftstelle.

Maße: L.: 2,3 mm; B.: 1,5 mm; D.: 1,4 mm.

Ca ++

F 1 ca. 30  $\mu$ . Große, dünnwandige, inkrustierte Epidermiszellen; stellenweise blasige Zellwandstruktur.

F 2 ca. 125  $\mu$ . Sehr großzellige, leicht sklerenchymatisierte und daher dickwandige (Zelluloseringe), vollkommen in-

krustierte, im äußeren Bereich auch blasig strukturierte Schicht; innere Zellreihen mit Leisten versehen.

- F 3 ca. 20  $\mu$ . Nur sehr dünne, kollabierte, gelbe, Gefäße führende Fruchtwandparenchymschicht, oft auch fehlend.
- F 4 nur noch Reste vorhanden.

Anheftstellenschnitt: Wie bei *Echiochilon lithospermoides*.

- S 1 ca. 20  $\mu$ . Gelbe bis gelbbraune, vollkommen kollabierte Parenchymschicht mit deutlicher, innerer Cuticula.
- S 2 ca. 35  $\mu$ . Einzellreihiges Endosperm.

Die im persischen und arabischen Raum verbreitete, nach Johnstons (1957) Definition 17 Arten umfassende Gattung *Echiochilon* war schon immer eine ausgesprochene Problemgattung. Benthams & Hooker (1873) stellten sie wegen der lateralen Klausenanheftstelle und der pyramidalen Gynobasis zu den *Eritrichieae*, Gürke (1897) der zygomorphen Blüten wegen zu den *Echieae* und Johnston (1924 b) schließlich der zweigeteilten Narbe wegen zu den *Lithospermeae*. Die Überbewertung der Fruchtmorphologie dürfte Johnston (1954 b) zur Rückversetzung der Gattung (ohne Begründung) in die *Eritrichieae* veranlaßt haben. In seiner ausführlichen Arbeit (1957) über die Gattungen *Echiochilon*, *Sericostoma* und *Megastoma* begründet er diesen Schritt:

"The relationship of the three genera to the other members of the Boraginoideae is not clear. Although they have features prevailingly suggestive of a relationship among the *Lithospermeae*, in fruiting structures they are most like the *Eritrichieae*."

Meine karpologischen Befunde erbringen in morphologischer Hinsicht keine neuen Erkenntnisse, sie erhärten in der Tat Johnstons Aussage. Fruchtanatomisch zeigen aber die lateral befestigten Klausen ein Verhalten, das doch vom anfangs dargestellten *Eritrichiee*typ in erheblichem Maße abweicht.

Die meist bis zum Fruchtwandparenchym (F 3-Schicht) mit Calciumcarbonat inkrustierten Klausen folgen im inneren Aufbau in überraschend gleicher Weise dem nicht oder nur sehr wenig sklerenchymatisierten Lithospermum-Typ mit blasiger Zellwandstruktur, wie er auch bei *Arnebia* (*A. tetrastigma*, *A. fimbriopetala*, *A. guttata*, *A. decumbens*) und *Buglossoides tenuiflora* vorliegt und dort ausführlich besprochen wurde. Schnittbilder mit schon deutlich sklerenchymatisierter F 2-Schicht, wie bei *Echiochilon kotschyi* weisen direkt auf die näheren Beziehungen zu den *Lithospermeae* hin.

Anlaß zu Verwirrungen und Spekulationen ergeben jedoch die Anheftstellenschnitte. Wurde bei allen vorher behandelten Gattungen ein zur Samenschale, auch im Bereich der Anheftstelle, ringsum gleich gestalteter innerer Abschluß (F 4-Schicht aus großen, dünnwandigen, farblosen, meist zerrissenen Zellen) festgestellt, so zeigen sich bei *Echiochilon* und *Sericostoma* (vermutlich auch bei *Megastoma*) ein- bis mehrzellige, immer mit Carbonat ausgefüllte Gewebeabschnitte, die sich deutlich, vor allem im Wasserpräparat, von der kollabierten Parenchymschicht abheben. Die F 4-Schicht ist hier im Anheftstellenbereich nicht ausgebildet. Ob nun dieser Anheftstellenbereich in der angegebenen Ausgestaltung eine systematische Bedeutung besitzt oder gar ein Übergangsstadium zu den U-Zellen (immer ohne Carbonat!) der *Eritrichieae*, ebenfalls oft auf diesen Fruchtwandbereich begrenzt, darstellt, kann mit meinen Befunden nicht eindeutig geklärt werden. Hierzu müßten sämtliche *Echiochilon*-Arten bearbeitet und zusätzlich Studien der Fruchtwandentwicklung dieser Grenzgattungen vorgenommen werden. Die genaue Kenntnis der *Eritrichieen*-anatomie wäre eine weitere, unumgängliche Voraussetzung für eine derartige Wertung.

Megastoma Coss. & Dur.

Megastoma pusillum Coss. & Dur. (Abb. 63)

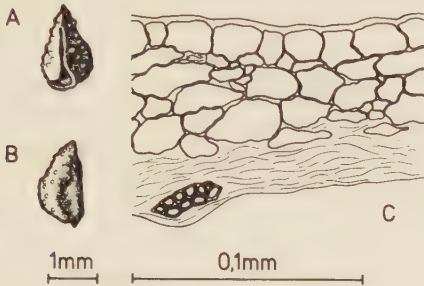


Abb. 63 - *Megastoma pusillum*. - A. Klause, Bauchansicht. - B. Klause, Seitenansicht. - C. Fruchtwand, Querschnitt.

Birnenförmige, zugespitzte, hellbraune, leicht glänzende, Echiochilon sehr ähnliche, äußerst brüchige Klausen; gerader, gekielter Bauch, Rücken konvex; Oberfläche spärlich, auf der Rückenseite zahlreicher, aber kleiner warzig als auf der Bauchseite; laterale, vertikale bis schräge, wulstig umrandete, basal ca. 0,5 mm breite, dreiseitige, apikal zusammenlaufende, in den Kiel bis fast zur Spitze ziehende Areole (Befestigungsgewebe meist herausgebrochen); pyramidale, hohe Gynobasis mit meist vier ausgereiften Klausen.

Maße: L.: 1,7 mm; B.: 1,0 mm; D.: 0,8 mm.

Ca ++

- F 1 ca. 15  $\mu$ . Dünnwandige, quadratische bis längliche, inkrustierte Epidermiszellen.
- F 2 ca. 35  $\mu$ . In Größe und Form variierende, teils gebuchtete, vollkommen inkrustierte Zellen; stellenweise blasige Strukturen.
- F 3 ca. 25  $\mu$ . Gelb, kollabiert, Gefäße führend.
- F 4 meist fehlend.

Anheftstellenschnitt: Kein großzelliges Gewebe auffindbar  
(das nur spärlich zur Verfügung stehende Material bereitete wegen der intensiven Kalkeinlagerung und dem Herausbrechen des Anheftstellengewebes große Präparationsschwierigkeiten; ein Echiochilon und Sericostoma ähnlicher Anheftstellen-  
aufbau kann durchaus gegeben sein).

S 1 ca. 30  $\mu$ . Lediglich Epidermis in zellulärer Struktur erkennbar, restliches Samenschalenparenchym kol-  
labiert, hellgelb gefärbt, innere Cuticula stellenweise erkennbar.

S 2 ca. 8  $\mu$ . Undeutlich strukturiertes, nährstoffreiches  
Endosperm.

Als monotypische, im nordafrikanischen und arabischen Wüstengebiet heimische Gattung zeigt Megastoma sowohl in Fruchtmorphologie als auch -anatomie größte Übereinstimmung mit Echiochilon. Die Fruchtwand mit ihren äußerst dünnwandigen Perikarpzellen erinnert sehr stark an Arnebia tetrastigma. Obwohl ich in der Klausenanheftstelle keine inkrustierten, sich vom übrigen Gewebsverband abhebenden Zellen finden konnte, sollten die Aussagen im Anschluß an die Gattung Echiochilon auch für Megastoma zutreffen, zumal über die enge Verwandtschaft der beiden Gattungen kein Zweifel besteht (vergleiche Johnston (1957)).

Sericostoma Stocks

Sericostoma pauciflorum Stocks (Abb. 64)

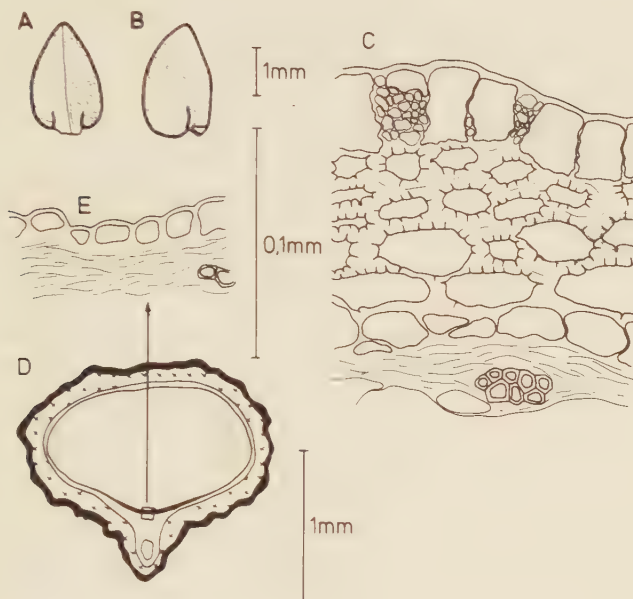


Abb. 64 - *Sericostoma pauciflorum*. - A. Klause, Bauchansicht. - B. Klause, Seitenansicht. - C. Fruchtwand, Querschnitt. - D. Fruchtwand, Querschnitt im Stielbereich, Übersicht. - E. Fruchtwand, Querschnitt im Stielbereich, Detail.

Eiförmige, längliche, flach zugespitzte, bräunliche, leicht glänzende Klausen mit kurzem, seitlich angebrachtem am unteren Ende die basale, konvexe Areole tragendem Stiel; kurzer, niedriger, nur etwas angedeuteter, ventraler Kiel bis zum Stielansatz reichend, zusätzlich von der Spitze bis zur Areole reichende, geschlossene Bauchnaht; Oberfläche mit unterschiedlich großen, abgerundeten, dorsal besonders ausgeprägten, brandblasenförmigen Erhebungen versehen; Stieloberfläche glatt; flache, ebene Gynobasis mit gewöhnlich nur einer flachen, ausgehöhlten Ansatzstelle.

Maße: L.: 2,2 mm; B.: 1,5 mm; D.: 1,3 mm.

Ca +

F 1 ca. 30  $\mu$ . Großzellige, dünnwandige, inkrustierte Epidermis mit deutlich blasiger Zellwandstruktur.

F 2 ca. 85  $\mu$ . Dickwandige, sklerenchymatisierte, meist großzellige Schicht; deutliche Zelluloseringe.

F 3 ca. 20  $\mu$ . Kollabiert, gelb, Gefäße führend.

F 4 meist fehlend.

Anheftstellenschnitt: Fruchtquerschnitt erfolgte in Höhe des Stiel/Klausenkörperüberganges. Auch hier ein großzelliges, einreihiges, inkrustiertes, von F 3 deutlich abgesetztes Gewebe darstellbar.

Zur Samenanatomie können keine Angaben gemacht werden, da es nicht gelang eine Samenschale freizupräparieren (lediglich eine einzige Klausen von *Sericostoma pauciflorum* war zur Bearbeitung verfügbar).

*Sericostoma*, monotypisch, in Pakistan und Indien verbreitet, früher den *Lithospermeae*, von Johnston (1954 b) den *Eritrichieae* zugeordnet, besitzt im Bereich der F 2-Schicht deutlich lithospermoiden Charakter. Die blasige Wandstruktur bleibt auf den Bereich der Epidermis begrenzt. Die Intensität der Kalkeinlagerung geht auch hier offensichtlich umgekehrt proportional zur Sklerenchymatisierung zurück und erfaßt von der F 2-Schicht höchstens 1 - 2 Zellreihen. Obwohl die gestielten Klausen sehr abweichend aussehen, bestehen enge verwandtschaftliche Beziehungen zu *Megastoma* und *Echiochilon* (vergleiche auch Johnston 1957). Im Bereich der Anheftstelle ergeben sich dieselben Befunde wie bei letzterer Gattung.

Die Fruchtanatomie der drei zuletzt behandelten Gattungen spricht ebenso wie die Beschaffenheit der Narben (vergleiche Johnston 1957: *Megastoma* "deeply bilobed", *Echiochilon* "stigmas 2", *Sericostoma* "stigmas 2") für einen engen Zusammenhang mit den *Lithospermeae*, wenn nicht sogar für eine Eingliederung dieser Dreiergruppe in jene Tribus.

Auffallend oft zeigt sich bei diesen drei Gattungen die hier deutlich ausgeprägte, sonst meist ebenfalls kollabierte Samenschalenepidermis.

Die gerade bei *Echiochilon* und *Megastoma* sehr stark an die *Eritrichieae* erinnernde Fruchtmorphologie sollte im Vergleich zur Anatomie nicht so stark gewichtet werden, daß eine Einreihung in die *Eritrichieae* vorgezogen wird. Die Frage, ob es sich hier um Übergangsgattungen zu den *Eritrichieae* handelt, kann erst bei genauer Kenntnis der Karpologie dieser letzten Tribus geklärt werden.

Amblynotopsis Macbride

Amblynotopsis linifolia (Mart. et Ga.) Brand (Abb. 65)

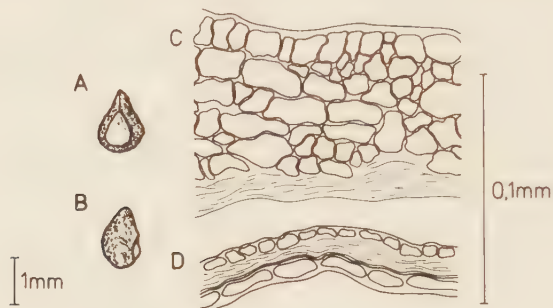


Abb. 65 - *Amblynotopsis linifolia*. -  
 A. Klause, Bauchansicht. - B. Klause, Seiten-  
 ansicht. - C. Fruchtwand, Querschnitt. -  
 D. Samenschale, Querschnitt.

Sehr kleine, aufrechte, tropfenförmige, hellbraune bis hell-  
 graue, leicht glänzende Klausen mit lateraler, konvexer Areole;  
 kurzer, niedriger, mit einer Naht versehener, ventraler Kiel,  
 bis zur Areole reichend; zahlreiche abgerundete, vorspringende  
 Warzen besonders auf der Rückseite, hier auch oft zusammenlau-  
 fend; pyramidale Gynobasis mit meist vier Ansatzflächen.

Maße: L.: 1,3 mm; B.: 1,0 mm; D.: 0,8 mm.

Ca ++

F 1 ca. 15  $\mu$ . Sehr dünnwandige, in ihrer Form vielfältige,  
 mit Calciumcarbonat inkrustierte Epidermiszellen.

F 2 ca. 45  $\mu$  (im Warzenbereich dicker). Dünnwandige, nicht  
 sklerenchymatisierte, vollkommen inkrustierte Zellschicht;  
 große und kleine Zellen untereinander abwechselnd; im  
 äußeren Bereich blasige Zellwandstruktur stellenweise  
 erkennbar.

F 3 ca. 10  $\mu$ . Vollkommen kollabiert, gelb, Gefäße führend.

F 4 -

Anheftstellenschnitt: Trotz Anfertigung zahlreicher Schnittserien konnten keine zusätzlichen Zellbildungen festgestellt werden.

S 1 ca. 13  $\mu$ . Samenschalenepidermis (ca. 5  $\mu$ ) aus kleinen, länglichen Zellen; restliche Schicht kollabiert, gelb gefärbt mit einer inneren Cuticula zu S 2 abschließend.

S 2 ca. 10  $\mu$ . Einzellreihiges Endosperm.

Zur Untersuchung der nach Brand (1931) acht Arten umfassenden, in Mexico und angrenzenden Gebieten verbreiteten Gattung *Amblynotopsis* stand mir nur wenig Material zur Verfügung. Die einzig untersuchte Art stimmt, trotz der fehlenden, kalkinkrustierten Gewebsbildungen im Bereich der Anheftstelle, in der Fruchtanatomie und dem Ausmaß der übrigen Calciumcarbonat-Einlagerung in auffallender Weise mit Arten der Gattung *Echiochilon* überein. Johnstons (1923) Behauptung, die Gattung würde, ebenso wie *Antiphytum*, Gemeinsamkeiten mit *Echiochilon*, *Megastoma* und *Sericostoma* aufweisen, wird hierdurch bestätigt.

Nach meinen fruchtanatomischen Untersuchungen sollte die *Antiphytum*gruppe, bestehend aus *Antiphytum*, *Amblynotopsis* und *Amphibologyne* in ähnlicher Weise den neuweltlichen *Lithospermeae* angegliedert werden, wie dies für die *Echiochilon*gruppe im Hinblick auf die altweltlichen vorgeschlagen wurde.

Antiphytum DC.

Antiphytum stoechadifolium(Cham.) DC. (Abb. 66)

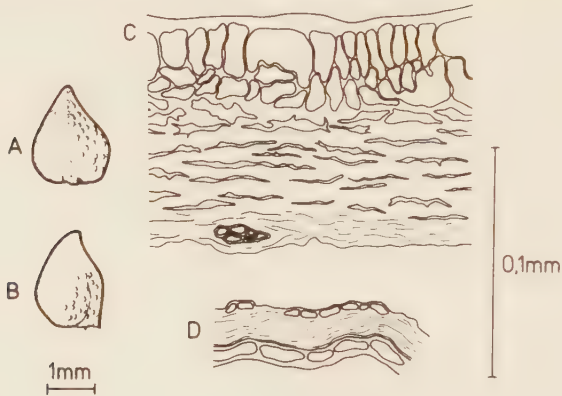


Abb. 66 - *Antiphytum stoechadifolium*. -  
A. Klause, Bauchansicht. - B. Klause, Seitenansicht. - C. Fruchtwand, Querschnitt. -  
D. Samenschale, Querschnitt.

Herzförmige, aufrechte, hellbraune bis graue, schwach glänzende Klausen mit einem kurzen, seitlich angebrachten Stiel dem Stempelpolster aufsitzend; gerader, kantig vorspringender, gekielter Bauch, Rücken konvex; flachwarzige, manchmal fast runzelige Oberfläche mit bläschenartiger Grundstruktur; kleine, basale, gestielte Areole; flache Gynobasis mit meist vier kleinen, höckerigen Erhebungen zur Befestigung der Klausen.

Maße: L.: 2,2 mm; B.: 1,8 mm; D.: 1,5 mm.

Ca +

- F 1 ca. 25  $\mu$ . Dünnwandige, inkrustierte Epidermis mit einzelnen großlumigen, länglichen und vielen hochkantigen Zellen, mit den Zellen der F 2-Schicht oft wellig verzahnt.
- F 2 ca. 60  $\mu$ . Nur die äußeren 2 - 3 Zellreihen deutlich zellulär, dünnwandig, unterschiedlich in Zellumengröße und

-form, inkrustiert; restlicher F 2 Bereich enge, nur spaltförmige Zellumina aufweisend, nicht inkrustiert.

F 3 ca. 15  $\mu$ . Kollabiert, gelb, Gefäße führend.

F 4 -

Anheftstellenschnitt: Wie bei *Amblynotopsis linifolia*.

S 1 ca. 15  $\mu$ . Wie bei *Amblynotopsis linifolia*.

S 2 ca. 10  $\mu$ . Wie bei *Amblynotopsis linifolia*.

Die einzige untersuchte Art *Antiphytum stoechadifolium* weist, obwohl in der Zellform der einzelnen Schichten abweichend, doch grundsätzlich den *Lithospermum*-Typ auf. Kalkeinlagerung, die beim *Eritrichium*-Typ fehlt, ist auch hier vorhanden. Die gestielten Klausen, die sehr an *Sericostoma* erinnern, stellen das Unterscheidungsmerkmal dieser nur zwei Arten (*Antiphytum cruciatum* (Cham.) DC., *Antiphytum stoechadifolium* (Cham.) DC.) umfassenden, in Südamerika beheimateten Gattung zur Gattung *Amblynotopsis* dar.

Die nahe Verwandtschaft dieser beiden Gattungen führte früher sogar zu ihrer Vereinigung (vergleiche Johnston 1923).

Brand (1931) trennte *Amblynotopsis* wieder ab und erhob *Antiphytum floribundum* A.Gray zur neuen Gattung *Amphibologyne* mit der einzigen Art *Amphibologyne* (Mart. et Gal.)

Brand.

Eine Revision dieser nahe verwandten Gattungen wäre ebenso erforderlich wie weitere karpologische Untersuchungen. Die von Johnston (1957) angesprochenen und hier bekräftigten Beziehungen zur *Echiochilon*-Gruppe könnten wohl so erst eindeutig bewiesen werden.

Zur Untersuchung der monotypischen Gattung *Amphibologyne* war kein Material erhältlich.

Thaumatocaryon Baill.

Thaumatocaryon dasyanthum (Cham.) I. M. Johnston (Abb. 67)

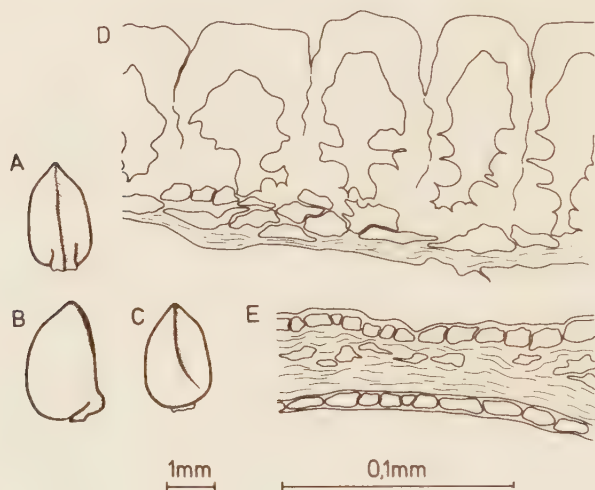


Abb. 67 - *Thaumatocaryon dasyanthum*. -  
 A. Klause, Bauchansicht. - B. Klause, Seiten-  
 ansicht. - C. Klause, Rückenansicht. - D. Frucht-  
 wand, Querschnitt. - E. Samenschale, Querschnitt.

Gedrunken tropfenförmige, eiförmige, erst im oberen Drittel spitz zulaufende, weiße bis bräunliche, wahrscheinlich unreife (Johnston 1927: "mature nutlets unknown"), glänzende Klauen mit seitlich angebrachtem, zurückgebogenem, die Areole tragendem Stielchen; gerader, mit einem schmalen, nahtlosen, vorspringenden Kiel versehener Bauch, Rücken konvex, dorsaler Kiel seitlich abbiegend; Oberfläche ohne augenfällige Erhebungen, aber mit einem aus winzigen Blasen (Epidermisbildungen) ausgestatteten Grundmuster; flache bis leicht konvexe Gynobasis mit meist nur einer Klause.

Maße: L.: 2,2 mm; B.: 1,3 mm; D.: 1,5 mm.

Ca -

F 1 ca. 80  $\mu$ . Dickwandige, braunlumige, palisadenartige, manchmal fast quadratische, an der Basis verengte Epidermiszellumina mit dicken, meist parallel verlaufenden Tüpfelkanälen; Zellwände gelb bis braun mit Ausnahme der farblosen, über den Lumina liegenden Außenschicht.

F 2 -

F 3 ca. 23 u. Parenchymatisches Gewebe; äußerer Teil (ca. 15  $\mu$ ) aus zwei bis drei Reihen vollkommen ungleichmäßig geformter Zellen, Lumina farblos, Zellwände braun; innerer Teil (ca. 8  $\mu$ ) kollabiert, braun gefärbt, Gefäße führend.

F 4 -

Anheftstellenschnitt: Keine auffallenden Zellbildungen.

S 1 ca. 35  $\mu$ . Kollabiertes Samenschalenparenchym mit deutlicher Epidermis und rotbraunem, durch die Farbe von der übrigen Schicht abgegrenztem, vollkommen strukturlosem, ca. 10  $\mu$  dickem Streifen.

S 2 ca. 8  $\mu$ . Einzellreihiges, nährstoffreiches, gelbliches Endosperm.

Thaumatocaryon sellowianum (Cham.) I. M. Johnston

Die braunen, glänzenden Klausen zeigen dieselbe Fruchtmorphologie wie *Thaumatocaryon dasyanthum*; zurückgebogenes Stielchen weiter abstehend; flache Gynobasis mit ein bis zwei ausgereiften Früchten.

Maße: L.: 2,5 mm; B.: 1,2 mm; D.: 1,6 mm.

Ca -

F 1 ca. 45  $\mu$ . Wie *Thaumatocaryon dasyanthum*; einzelne Epidermiszellen jedoch nicht ganz so hoch, meist sogar quadratisch.

F 2 -

F 3 ca. 20  $\mu$ . Englumiges, braun gefärbtes, zwei- bis dreizellreihiges Gewebe (ca. 5  $\mu$ ), ohne sichtbare Abgrenzung in den inneren, gelben bis braunen, kollabierten Gefäße enthaltenden Teil übergehend.

F 4 -

Anheftstellenschnitt: Keine auffallenden Zellbildungen.

S 1 ca. 25  $\mu$ . Wie bei *Thaumatocaryon dasyanthum*; rotbrauner Streifen ca. 18  $\mu$  dick.

S 2 ca. 7  $\mu$ . Wie bei *Thaumatocaryon dasyanthum*.

Thaumatocaryon tetraquetrum (Cham.) I. M. Johnston (Abb. 68)

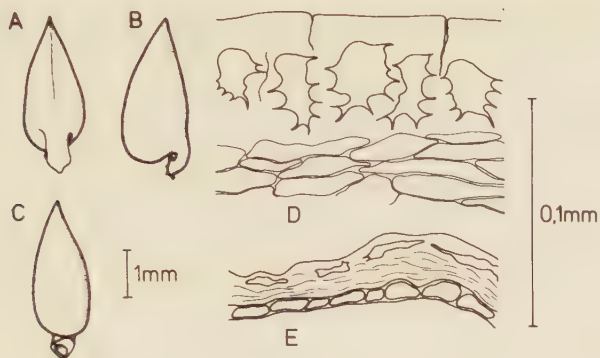


Abb. 68 - *Thaumatocaryon tetraquetrum*. -  
A. Klause, Bauchansicht. - B. Klause, Seiten-  
ansicht. - C. Klause, Rückenansicht. -  
D. Fruchtwand, Querschnitt. - E. Samenschale,  
Querschnitt.

Schlanke, verhältnismäßig lang zugespitzte, seitlich abgeplattete, dunkelbraune, glänzende Klausen mit seitlich befestigtem, zurückgebogenem, die Areole tragendem Stiel; Bauch gerade bis leicht konvex, Rücken stark konvex; lediglich ventraler, von der Spitze bis zur Klausenmitte reichender, dann allmählich auslaufender, nahtloser Kiel; Oberfläche vollkommen glatt mit durchscheinenden Epidermiszellen; flache Gynobasis mit meist einer einzigen ausgereiften Klause.

Maße: L.: 3,4 mm; B.: 1,2 mm; D.: 1,4 mm.

Ca -

F 1 ca. 50  $\mu$ . Wie *Thaumatocaryon dasyanthum*.

F 2 -

F 3 ca. 30  $\mu$ . Dünnwandiges, großzelliges, Gefäße führendes, manchmal auch kollabiertes, ca. 8  $\mu$  dickes Parenchym, nach innen zu oft zerrissene Stellen aufweisend.

F 4 -

Anheftstellenschnitt: Keine auffallenden Zellbildungen.

S 1 ca. 15  $\mu$ . Wie *Thaumatocaryon dasyanthum*; auch Epidermis meist kollabiert; braune innere Zone ca. 8  $\mu$  dick.

S 2 ca. 8  $\mu$ . Nährstoffreiches, einzellreihiges, oft nicht mehr deutlich in Zellen gegliedertes Endosperm.

Bei der in Brasilien beheimateten Gattung *Thaumatocaryon*, nach Johnston (1927) aus drei Arten bestehend, erhalten wir in der Fruchtanatomie ein von den *Lithospermeae* vollkommen abweichendes Schnittbild. Die Palisadenepidermis dominiert als Fruchtwandschicht, Calciumcarbonat-Einlagerungen fehlen. An die Epidermis schließt sich direkt das Fruchtwandparenchym. Obwohl keine U-Zellen, auch nicht im Bereich der Anheftstelle festzustellen sind, entspricht diese Fruchtanatomie keinesfalls dem *Lithospermum*-Typ. Johnstons (1954 b) Einordnung der Gattung in die Tribus *Eritrichieae* ist dementsprechend gerechtfertigt. Alle drei Arten, die wegen ihrer gestielten Klausen zu *Antiphytum* gestellt wurden (vgl. Johnston 1923), weichen in der Fruchtanatomie von dieser Gattung deutlich ab. Der Vergleich des inneren Fruchtaufbaues beider Gattungen belegt in eindrucksvoller Weise die Selbständigkeit von *Thaumatocaryon*.

Zur Untersuchung der nahe verwandten, südamerikanischen Gattung *Moritzia* waren keine Klausenfrüchte erhältlich.

Myosotis L.

Myosotis scorpioides L. (Abb. 6)

Eiförmig, zugespitzte, plattgedrückte, schwarze, glänzende, vollkommen glatte Klausen mit deutlich abgesetztem auf der Bauchseite wesentlich breiterem Rand als auf der Dorsalseite; Bauch und Rücken konvex, kielloos, laterale Anheftstelle; pyramidale Gynobasis mit meist vier ausgereiften Klausen.

Maße: L.: 1,8 mm; B.: 1,1 mm; D.: 0,7 mm.

Ca -

F 1 ca. 25  $\mu$ . Dickwandige, klein- und braunlumige, palisadenartige Epidermiszellen mit seitlich abzweigenden, unregelmäßig angeordneten, parallelen Tüpfelkanälen; Zellwände vor allem an der Schichtbasis gelb bis braun gefärbt.

F 2 -

F 3 ca. 30  $\mu$ . Fruchtwandparenchym mit einer äußeren Reihe regelmäßig geformter und regelmäßig angeordneter, großer, ca. 15  $\mu$  hoher Zellen und drei bis vier inneren, kollabierten Zellreihen; Zellwände gelb.

Anheftstellenschnitt: Nur im Bereich der Anheftstelle U- oder V-förmig wandverdickte, farblose, einreihige Zellschicht, deutlich vom dunkelbraunen Parenchym abgesetzt.

S 1 ca. 20  $\mu$ . Kollabiertes Samenschalenparenchym mit großzelliger Epidermis und innerer Cuticula.

S 2 ca. 6  $\mu$ . Einzellreihiges Endosperm.

Trigonotis Stev.

Trigonotis brevipes (Maxim.) Maxim. (Abb. 69)

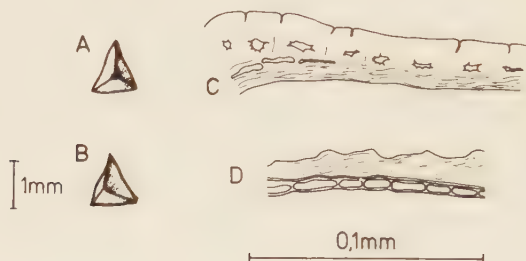


Abb. 69 - *Trigonotis brevipes*. - A. Klause, Bauchansicht. - B. Klause, Seitenansicht. - C. Fruchtwand, Querschnitt. - D. Samenschale, Querschnitt.

Tetraedrische, dunkelbraune, leicht glänzende Klausen mit lateraler, punktförmiger Anheftstelle; Oberfläche vollkommen glatt; flache Gynobasis mit vier, von einem verhältnismäßig hohen Rand umgebenen Anheftstellen.

Maße: L.: 1,0 mm; B.: 0,9 mm; D.: 0,9 mm.

Ca -

F 1 ca. 15  $\mu$ . Epidermis aus dickwandigen, länglichen, meist quadratischen, seltener hochkantigen, braunlumigen, getüpfelten Zellen; Zellwände hellbraun, lediglich die ca. 5  $\mu$  dicke, nach außen abschließende Zelluloseschicht farblos.

F 2 -

F 3 ca. 5  $\mu$ . Vollkommen kollabiertes, braun gefärbtes, Gefäße führendes Fruchtwandparenchym.

F 4 -

Anheftstellenschnitt: U-Zellen wie bei *Mertensia sibirica*.

S 1 ca. 10  $\mu$ . Vollkommen kollabiert, gelb gefärbt, innere Cuticula zu S 2.

S 2 ca. 5  $\mu$ . Einzellreihiges, farbloses Endosperm.

Mertensia Roth

Mertensia sibirica (L.) G.Don. (Abb. 70)

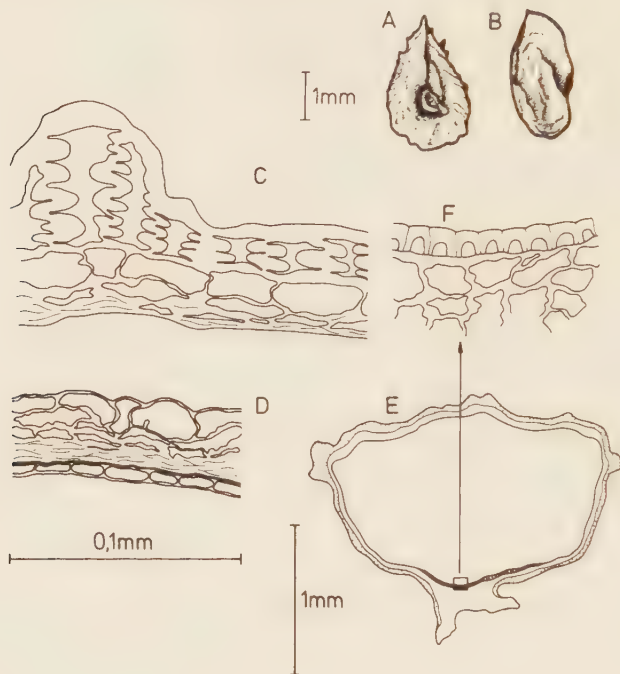


Abb. 70 - *Mertensia sibirica*. - A. Klause, Bauchansicht. - B. Klause, Seitenansicht. - C. Fruchtwand, Querschnitt. - D. Samenschale, Querschnitt. - E. Fruchtwand, Querschnitt im Bereich der Anheftstelle, Übersicht. - F. Fruchtwand, Querschnitt im Bereich der Anheftstelle, Detail.

Eiförmig zugespitzte, dorsal abgeplattete, dunkelbraune, glänzende Klausen mit scharfen, vereinzelt, zapfenförmige Spitzen tragenden Kanten; konvexer Bauch mit stark hervortretendem bis zur lateralen, leicht gestielten Anheftstelle reichendem Kiel, Rücken flach bis leicht konvex; Oberfläche glattgekörrnt (Rastermuster) mit einigen faltigen Erhebungen (besonders dorsal ausgeprägt); pyramidale Gynobasis mit meist vier, an der Basis von einem wulstigen Rand umgebenen Anheftstellen.

Maße: L.: 3,0 mm; B. 1,7 mm; D.: 1,3 mm.

Ca -

F 1 ca. 20  $\mu$  (im Bereich von Falten wesentlich dicker).

Dickwandige, palisadenartige, braunlumige Epidermiszellen mit parallel angeordneten, dicken Tüpfelkanälen; körnige Oberfläche durch die dicke, den Palisadenzellen aufgelagerte Zelluloseschicht gebildet; Zellwände gelb.

F 2 -

F 3 wie bei *Myosotis scorpioides*.

F 4 -

Anheftstellenschnitt: Vom übrigen Fruchtwandparenchym deutlich abgesetzte, farblose, einreihige, U-förmig verdickte Zellen.

S 1 ca. 30  $\mu$ . Samenschalen-Epidermis; nachfolgende Schicht nach innen zu im Kollabierungsgrad und in der Gelbfärbung zunehmend; innere Cuticula (ca. 1  $\mu$ ) und brauner Streifen (ca. 5  $\mu$ ) zu S 2.

S 2 ca. 6  $\mu$ . Einzellreihiges Endosperm.

Von der nahe verwandten Gattung *Pseudomertensia* war kein fruchtendes Material erhältlich.

Havilandia Stapf

Havilandia borneensis Stapf (Abb. 71)

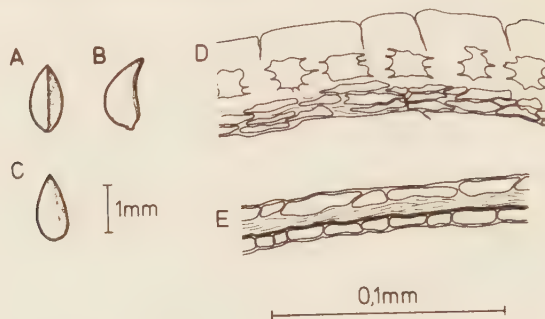


Abb. 71 - *Havilandia borneensis*. -  
 A. Klause, Bauchansicht. - B. Klause,  
 Seitenansicht. - C. Klause Rückenansicht. -  
 D. Fruchtwand, Querschnitt. - E. Samenschale,  
 Querschnitt.

Halbmondförmig gebogene, spitz auslaufende, dunkelbraune, fast schwarze, vollkommen glatte, glänzende Klausen; konkaver Bauch mit schmalen Kiel, konvexer kielloser Rücken; basale bis laterale, leicht gestielte Areole; flache Gynobasis, bis zu vier reife Klausen tragend.

Maße: L.: 1,4 mm; B.: 0,7 mm; D.: 0,7 mm.

Ca -

F 1 ca. 30  $\mu$ . Dickwandige Epidermis mit quadratischen bis hochkantigen, braungefärbten Zellumina; gelbe bis braune Zellwände; über den Lumina liegende, dicke Zelluloseschicht farblos.

F 2 -

F 3 ca. 13  $\mu$ . Kollabiertes, braungefärbtes Fruchtwandparenchym; Zellstruktur noch einigermaßen gut erkennbar.

F 4 -

Anheftstellenschnitt: Eine Reihe sehr stark zellwandverdickter, farbloser Zellen (U-förmiges Lumen kaum noch erkennbar); anschließendes, braunes Fruchtwandparenchym als Abschluß zur U-Zellenreihe eine dicke, farblose Zelluloseauflagerung aufweisend.

S 1 ca. 15  $\mu$ . Kollabiertes, gelbes Samenschalenparenchym mit einer Epidermis aus meist langgestreckten Zellen; innere Cuticula zu S 2 deutlich ausgebildet.

S 2 ca. 5  $\mu$ . Einzellreihiges, hellgelbes, nährstoffreiches Endosperm.

Die Gattungen *Myosotis*, *Mertensia*, *Trigonotis* und *Havilandia* zeigen trotz sehr unterschiedlicher Klausenmorphologie in ihrer Fruchtanatomie, die der von *Thaumatocaryon* sehr ähnlich ist, nahezu vollständige Übereinstimmung. Das Vorhandensein von U-Zellen im Bereich der Anheftstelle beweist zusätzlich, daß diese Gattungen am besten zu den *Eritrichieae* (vergleiche Johnston 1924 a,b, 1954 b) zu stellen sind. Die frühere Einordnung von *Myosotis*, *Mertensia* und *Trigonotis* in die *Lithospermeae* (vergleiche Benthams & Hooker 1873, Gürke 1897) ist nicht gerechtfertigt.

Die von Boerlage (1899) vorgenommene Umkombination *Havilandia borneense* Stapf zu *Lithospermum borneense* (Stapf) Boerl. kann durch meine Untersuchungen keinesfalls bestätigt werden. Die *Eritrichieen*-Zugehörigkeit ist auch hier fruchtanatomisch gesichert. Ob jedoch *Havilandia* zu *Plagiobothrys* zu stellen ist, wie von Johnston (1924 b) vorgeschlagen oder als selbständige, aus ein oder zwei Arten bestehende Gattung beibehalten werden muß (vergleiche Brand 1931), kann im Rahmen dieser Arbeit bei der nur teilweise bekannten Anatomie der *Eritrichieen* nicht geklärt werden.

Bothriospermum Bunge

Bothriospermum tenellum (Hornem.) Fisch. & Mey. (Abb. 72)



Abb. 72 - *Bothriospermum tenellum*. -  
Fruchtwand, Querschnitt.

Ellipsoide, aufrechte, braune bis dunkelbraune, leicht glänzende, kiellose, nach Johnston (1924b) umgekehrte, mit dem Rücken zueinander stehende Klausen; Bauch entsprechend konvex, Rücken konkav mit wulstig berandeter, tief liegender Steinareole; warzige Oberfläche mit granulärer Grundstruktur; kleine basale Anheftstelle bezüglich der Lage zum Embryowurzelpol aber apikal; vollkommen flache Gynobasis mit vier dicht aneinanderliegenden Anheftstellen.

Maße: L.: 1,3 mm; B.: 0,7 mm; D.: 0,6 mm.

Ca -

F 1 ca. 40  $\mu$  (im Warzenbereich entsprechend höher).  
Palisadenepidermis, diese die Warzen ausfüllend; hellbraune Lumina, darüber dicke Zelloseschicht, die granuläre Oberfläche darstellend.

F 2 -

F 3 ca. 20  $\mu$ . Kollabiertes, teilweise zellulär strukturiertes, Gefäße enthaltendes, gelbwandiges Fruchtwandparenchym, nach innen zu mit einzellreihiger, ca. 8  $\mu$  dicker U-Zellschicht abschließend.

F 4 -

S 1 ca. 15  $\mu$ . Meist vollkommen kollabiertes (stellenweise Epidermiszellen erhalten), der Fruchtwand eng anliegendes, hellgelbes Samenschalenparenchym.

S 2 ca. 8  $\mu$ . Einzellreihiges, nährstoffreiches Endosperm.

Die karpologische Untersuchung der asiatischen, aus vier Arten bestehenden Gattung *Bothriospermum* ergibt zwar deutlich, daß diese Gattung keinesfalls, wie Popov (1953) vorschlägt, den *Lithospermeae* eingegliedert werden kann. Ob aber nun die Stellung innerhalb der *Eritrichieae* (vergleiche Bentham & Hooker 1873, Gürke 1897) oder innerhalb der *Cynoglosseae* (vergleiche Johnston 1924 b, 1954 b) als richtig anzusehen ist, kann im Augenblick nicht geklärt werden.

## VI) Diskussion der Ergebnisse

Nach den dargelegten Untersuchungen, bei denen ich in erster Linie die Zusammengehörigkeit und Stellung der zu irgend einer Zeit den Lithospermeae zugeordneten Gattungen überprüfen wollte, zeigte es sich, daß die Einbeziehung der Fruchtanatomie unumgänglich ist. Dies gilt umso mehr im Tribus-Grenzbereich, der in der Literatur immer wieder Anlaß zu Fehlinterpretationen gibt. Gerade hier erweist sich die Fruchtanatomie als ein der Fruchtmorphologie eindeutig überlegener Merkmalskomplex. Oberfläche und Form der Klausen lassen keinen direkten Schluß auf den inneren Aufbau der Früchte zu. Selbst die Frage, ob eine Areole lateral oder basal angeordnet ist, kann bei manchen Arten und Gattungen nicht zweifelsfrei beantwortet werden. Dies braucht keinesfalls zur Verwerfung dieses zur Grobgliederung ausreichenden Merkmals führen. Trotz der Bedeutung der Anatomie muß man sich im Klaren darüber sein, daß diese erst in Kombination mit anderen Merkmalen wie Griffel, Narbe etc. eine Aussage über die Verwandtschaft der Boraginoiden-Gattungen zuläßt.

Nach meinen fruchtanatomischen Befunden läßt sich mit den untersuchten Gattungen eine sehr eigenständige und sich von den anderen Tribus deutlich abhebende Tribus Lithospermeae darstellen. Eine Aussage über die Verwandtschaft der einzelnen Gattungen gerade im Bereich der zweifelsfreien Lithospermeae allein durch anatomische Daten erscheint im Rahmen dieser Arbeit nicht angebracht, da eine Art- oder gar Gattungsdifferenzierung mit der praktizierten Methode bei der Einheitlichkeit der Fruchtwandstruktur nur in seltenen Fällen möglich war. Auf die anfangs dargestellten vier Tribusgrund-Typen sei hier noch einmal verwiesen. Die dabei ausschlaggebenden Merkmale, Calciumcarbonat-Einlagerung, Epidermis, Sklerenchymschicht und U-Zellenreihe treten folgendermaßen auf:

a) Calciumcarbonat: Nur Vertreter der Lithospermeae weisen diese Mineraleinlagerung auf, deren Einlagerungsintensität sich zur Wandstärke der betroffenen Schichten umgekehrt proportional verhält. Die Gattungen Echium, Lobostemon und Halacsya, früher zusammen mit Echiochilon die Tribus Echieae bildend, enthalten keine Carbonat-Inkrustierung, weisen dafür

eine umso stärkere Sklerenchymatisierung auf und stellen demgemäß auch innerhalb der Lithospermeae eine eigenständige Entwicklungslinie dar. Weitere Ausnahmen bezüglich der Kalkinkrustierung in der Tribus Lithospermeae bilden einzelne Arten wie *Moltkia dörfleri*, *Lithodora diffusa*, *Lithodora fruticosa*, *Lithodora hispidula* und *Lithodora zahnii*, auf deren Diskussion innerhalb der jeweiligen Gattung hingewiesen sei.

Das von Hegnauer (1964) nicht erwähnte Calciumcarbonat ist bisher der einzige Inhaltsstoff der Boraginoideae (die an solchen spezifischen Stoffen arm sind, vgl. Hegnauer 1964), der für die systematische Gliederung der Unterfamilie verwendbar erscheint.

b) Epidermis: Die quadratischen bis hochkantigen, selten länglichen Epidermiszellen der Lithospermeen heben sich in ihrer Struktur besonders deutlich von den oft sehr langen, durch Tüpfelkanäle strahligen, wellenförmig verdickten Epidermiszellen der Eritrichieae, Anchuseae und Cynoglosseae ab.

c) Sklerenchymatisierung: Eine Sklerenchymatisierung der Fruchtknotenwand von außen nach innen konnte nur bei den Lithospermeae festgestellt werden. Sie ist unterschiedlich stark und kann ganz unterbleiben. Stattdessen treten im letzteren Falle blasige Zellwandstrukturen auf (vergleiche *Arnebia*, *Echiochilon*) wie sie als frühe Stadien bei der Fruchtwandentwicklung stark sklerenchymatisierender Arten wie *Lithospermum officinale* auftreten. Sie scheinen bei Vertretern der anderen Tribus völlig zu fehlen.

d) U-Zellenreihen: Diese einzellreihige, die Fruchtwand nach innen zur Samenschale hin abschließende Schicht ist charakteristisch für die Cynoglosseae und Eritrichieae (hier oft auf den Bereich der Anheftstelle beschränkt), fehlt aber gänzlich bei Lithospermeae und Anchuseae.

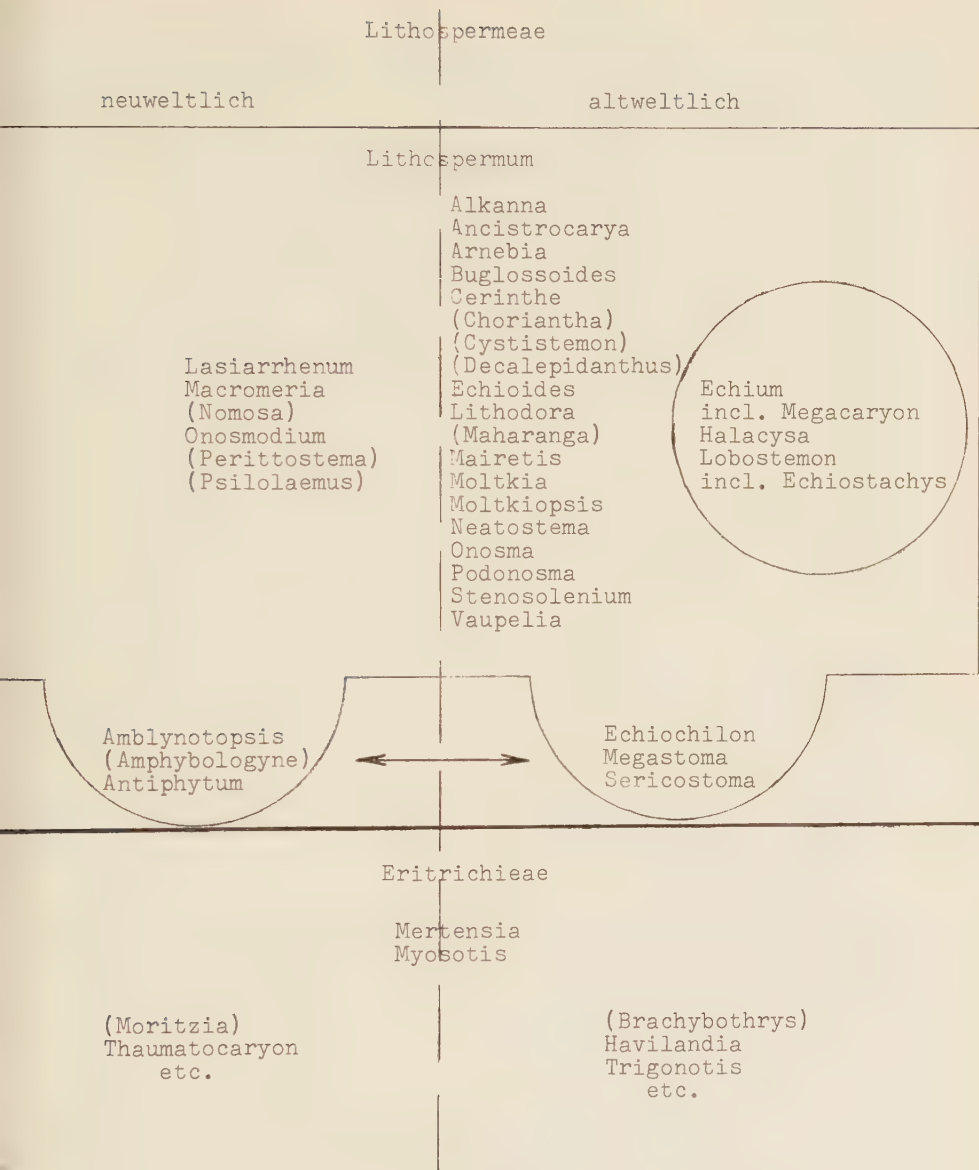
Die Samenschale ist innerhalb der Boraginoideae durchweg gleich aufgebaut und strukturiert; demnach ist sie zur Tribus-Gliederung ungeeignet. Bei der meist einzellreihigen, seltener zwei- bis dreizellreihigen innersten Schicht der Samenschale handelt es sich nach meinen embryologischen Untersuchungen, entgegen früher angenommenen Darstellungen, um Endosperm.

Die eingangs aufgezählten, den Lithospermeae s.l. zugeordneten Gattungen sind ihren anatomischen Befunden nach in Tab. 2 zusammengestellt. Die starre Zweiteilung in alt- und neuweltliche Gattungen wird lediglich durch die kosmopolitisch verbreiteten Gattungen *Lithospermum*, *Mertensia* und *Myosotis* durchbrochen. Von den eingeklammerten Gattungen war kein fruchtendes Material erhältlich. Ihre vorbehaltliche Stellung in meinem Tribussystem richtet sich nach Literaturangaben.

Alle bisher den Lithospermeae zweifelsfrei zugeordneten Gattungen besitzen auch in ihrer Fruchtanatomie einen vollkommen übereinstimmenden, lithospermoiden Aufbau. Die fruchtanatomisch sehr variable, im speziellen Teil ausführlich diskutierte Gattung *Arnebia* steht zurecht in dieser Tribus, da die zwar nicht sklerenchymatisierten, aber dafür umso stärker calciumcarbonat-inkrustierten Fl<sup>1</sup>u. F 2-Schichten denselben Aufbau wie Frühstadien der beginnenden Fruchtwand-Sklerenchymatisierung bei *Lithospermum officinale* zeigen.

Popovs (1953) Vorschlag, *Cerinth* zur eigenen Tribus *Cerintheae* aufzuwerten, mag zwar der einzigartigen, zweifächerigen Klauen wegen berechtigt erscheinen; fruchtanatomisch ergeben sich infolge der völligen Gleichheit mit dem *Lithospermum*-Typ dafür keine zusätzlichen Argumente.

Die miteinander eng verwandten Gattungen *Alkanna* und *Podonosma*, meist den *Anchuseae* zugeordnet, zeigen zu diesen in fruchtanatomischer Hinsicht keinerlei Beziehung. Obwohl sie sich durch ihre gerillten oder leistenbesetzten, dünnen, nur wenig sklerenchymatisierten Zellwände von den übrigen Litho-



Tab. 2 - Die Tribus Lithospermeae nach ihrer karpologischen Bearbeitung.

spermeae in der Klausenanatomie abheben, folgen sie in ihrem Grundaufbau dem Lithospermum-Typ.

Auch Lithodora, von Johnston (1924 b) noch den Anchuseae, später (1953 b) den Lithospermeae zugeordnet, weist keine fruchtanatomischen Gemeinsamkeiten mit jenen, dafür umso mehr, trotz bei einigen Arten fehlender Kalkeinlagerung, mit diesen auf.

Die eng zusammengehörenden Gattungen (stärkste Sklerenchymatisierung innerhalb der Tribus, fehlende Carbonat-Einlagerungen) Echium (incl. Megacaryon und Echiostachys), Lobostemon und Halacsya werden zwar auch von mir als eigenständige Gruppe gewertet; die Schaffung einer eigenen Tribus Echieae (vgl. Gürke 1897 und Popov 1953) erscheint mir jedoch ebenso wenig wie Johnston (1924 b) erforderlich, da die Fruchtanatomie eindeutig lithospermoiden Charakter zeigt.

Neatostema, Moltkiopsis und Mairetis werden, Johnston (1954 b) widersprechend, wieder den Lithospermeae zugestellt. Die Eindeutigkeit der Fruchtanatomie macht meiner Ansicht nach eine andere Zuordnung unmöglich. Die nur in wenigen Zellreihen vorhandene, leicht sklerenchymatisierte F 2-Schicht gibt keine Veranlassung zur Abtrennung der drei eng verwandten Gattungen, da der innere Aufbau eindeutig lithospermoiden Charakter zeigt.

Die Gattungen Megastoma, Sericostoma, Echiochilon, Antiphytum und Amblynotopsis wurden früher allein wegen ihrer Fruchtmorphologie den Eritrichieae zugeordnet. Die von Johnston (1957) angedeuteten Beziehungen zu den Lithospermeae werden durch meine anatomischen Ergebnisse erhärtet. Die angesprochenen Gattungen entsprechen zwar nicht ganz dem stark sklerenchymatisierten Lithospermum-Typ (Sericostoma stellt gleichsam ein Übergangsstadium dar), zeigen aber größte Ähnlichkeit mit einzelnen Arnebia-Arten wie z.B. Arnebia tetrastigma und auch Buglossoides tenuiflora (dünnwandige, blasige, mit Calciumcarbonat inkrustierte Epidermis und F 2-Schicht, keine U-Zellen).

Johnstons (1957) Hinweis auf die "überraschenden" Übereinstimmungen der neuweltlichen Gattungen *Antiphytum* und vor allem *Amblynopsis* mit den altweltlichen Gattungen *Megastoma*, *Echiochilon* und *Sericostoma* kann durch meine Untersuchungen eindeutig belegt werden.

Wie der von Johnston herangezogene Merkmalskomplex (die Ausbildung von zwei Narben oder zweispaltigen Griffeln, bei *Megastoma* lediglich "stigmas terminal, deeply bilobed") spricht auch die Fruchtanatomie dieser fünf Gattungen eindeutig für enge Beziehungen zu den *Lithospermeae*, denen sie daher angegliedert werden sollten.

Von der monotypischen, "ihrer Eigenständigkeit nach recht zweifelhaften Gattung *Amphibologyne* Brand" (Riedl 1968), wie *Amblynopsis* von jeher innerhalb der *Eritrichieae* stehend, stand kein Klausenmaterial zur Verfügung. Die in der Literatur beschriebene nahe Verwandtschaft zu *Amblynopsis* müsste sich auch in fruchtanatomischer Hinsicht ergeben.

Die beiden monotypischen Gattungen *Decalepidanthus* Riedl und *Choriantha* Riedl müssen ebenfalls ununtersucht innerhalb der *Lithospermeae* belassen werden, da selbst Riedl zu seinen Neubeschreibungen keine ausgereiften Früchte vorlagen.

Über die weiters nicht bearbeiteten Gattungen *Nomosa*, *Perittostema*, *Maharanga* und *Cystistemon* bestand in der Literatur nie ein Zweifel ob ihrer *Lithospermeen*-Zugehörigkeit, die deshalb auch ohne karpologische Untersuchungen als gesichert erscheint.

Die Gattungen *Myosotis*, *Mertensia*, *Trigonotis* und *Thaumatocaryon* haben nach meiner mit Johnstons (1954 b) übereinstimmenden Auffassung nichts mit den *Lithospermeae* zu tun. Ihre gänzlich abweichende, eindeutig *Eritrichieen*-Charakter aufweisende Fruchtanatomie spricht, wie auch die von *Havilandia*, eindeutig für eine Zuordnung zu den *Eritrichieae*.

*Brachybothrys*, eine monotypische Gattung aus der Mandschurei und Korea konnte ebenso wie *Moritzia* aus Südamerika nicht karpologisch bearbeitet werden.

Moritzia, nach Johnston (1927) mit Thaumtocaryon sehr nahe verwandt, und deshalb von mir unbearbeitet zu den Eritrichieae gestellt, bedürfte zweifellos noch intensiver fruchtanatomischer Studien.

Zweifel an der Stellung der Gattung Bothriospermum können auch von mir nicht vollständig beseitigt werden, da die fruchtanatomischen Kenntnisse der Tribus Eritrichieae im Augenblick nicht ausreichen eine Abgrenzung zu den Cynoglosseae vornehmen zu können. Die Vereinigung mit den Lithospermeae jedoch, wie sie Popov (1953) vorschlägt, wird durch die Fruchtanatomie (keine Carbonat-Einlagerung, Palisadenepidermis, U-Zellen) unmöglich gemacht.

Es wäre sehr verlockend die als zweifelhaft bezeichneten Gattungen in eine eigene Tribus, die ein Bindeglied zwischen anderen Triben darstellen könnte, zu stellen. Überlegungen derartiger Art lassen sich aber nicht realisieren, da nach vorliegender Arbeit zwar eine fruchtanatomische Aussage über die Lithospermum-Verwandtschaft möglich ist, die Eritrichieae aber sich nach meinen stichprobenartigen Einblicken als sehr uneinheitliche Gruppe erweisen.

Riedls (1968) Trigonotideae begründet auf "jenen Gattungen, die im Bau des Gynoeceums noch Spuren der im Laufe der Stammesgeschichte vor sich gegangenen Wachstumsbewegungen bewahrt haben und von denen ausgehend morphologische Reihen zu den Triben Eritrichieae, Lithospermeae und Myosotideae aufgezeigt werden können", könnten den Anspruch einer verbindenden Tribus erfüllen, jedoch erscheinen die eingegliederten Gattungen in ihrer Fruchtanatomie als zu heterogen, um die dort aufgezeigte Gruppierung aufrecht erhalten zu können. Die Auffassung, daß Gattungen wie Antiphytum, Amblynopsis, Mairetis, Moltkiopsis, Neatostema und Sericostoma in derselben Tribus wie Thaumtocaryon, Trigonotis, Mertensia und Bothriospermum stehen, Echiochilon zudem den Eritrichieae zugereicht wird, kann nach obigen Befunden nicht unterstützt werden, zumal die Fruchtmorphologie, von Riedl als ein Hauptargument seiner Tribus-Einteilung verwendet, nach mei-

nen Ergebnissen in keiner Weise mit der Fruchtanatomie korreliert ist. Die von Riedl zitierte Arbeit von Fedoseeva (1963) war mir leider nicht zugänglich. Doch lassen die von Riedl beschriebenen, dieser Arbeit zugrunde liegenden Untersuchungstechniken (Aufhellung der Klausen) berechnigte Zweifel über die Reproduzierbarkeit der Ergebnisse aufkommen. Erst die Anfertigung von Schnittpräparaten und deren mikroskopische Auswertung kann zu genauen anatomischen Aussagen führen.

Die Entscheidung über eine eventuelle Zusammenfassung der Gattungen *Antiphytum*, *Amblynotopsis* und *Amphibologyne* einerseits, *Megastoma*, *Echiochilon* und *Sericostoma* andererseits zu einer Tribus zwischen *Eritrichieae* und *Lithospermeae* oder aber zu einer Subtribus innerhalb der *Lithospermeae* wird erst nach einer genauen fruchtanatomischen Untersuchung der *Eritrichieae* gefällt werden können. Vorerst sollen diese Gattungen den *Lithospermeae* nach Tab. 2 angegliedert werden, zumal typische *Lithospermeen*-Gattungen wie *Arnebia* übereinstimmende fruchtanatomische Befunde aufweisen. *Thaumatacaryon*, *Trigonotis*, *Mertensia* und *Myosotis*, die den gleichen Fruchtaufbau wie *Havilandia* zeigen, werden wie diese Gattung der Tribus *Eritrichieae* zugerechnet. Über die Berechtigung von Popovs (1953) *Myosotideae*, die von Riedl (1968) beibehalten werden, kann ebenfalls erst nach karpologischer Kenntnis der *Eritrichieae* entschieden werden.

Die wichtigsten Gruppierungsmerkmale der *Boraginoideae* werden anschließend zusammengefaßt (Tab. 3, morphologische Merkmale zum größten Teil Englers Syllabus, 1964, entnommen).

Es zeigt sich, daß morphologische Merkmale, die bisher zur Tribus-Charakterisierung benutzt werden, in keinem Fall völlig eindeutig sind. Dies trifft zu einem großen Teil sicher auch auf die von mir studierten anatomischen Merkmale zu. Immerhin erscheinen diese anatomischen Merkmale so wichtig und sind in vielen Fällen so eindeutig ausgeprägt, daß sie künftig immer in Verbindung mit den morphologischen zur

|                                          | Litho-<br>spermeae           | Eritrichieae                        | Anchuseae                                                            | Cyno-<br>glosseae                       |
|------------------------------------------|------------------------------|-------------------------------------|----------------------------------------------------------------------|-----------------------------------------|
| Klausen                                  | ohne Rand                    | mit oder ohne<br>Rand               | ohne Rand                                                            | mit Rand                                |
| Areole                                   | meist basal,<br>randlos      | lateral oder<br>basal, rand-<br>los | basal oder<br>lateral, von<br>niedrigem<br>Rand umgeben,<br>Elaiosom | lateral bi<br>apikal,<br>randlos        |
| Gynobasis                                | flach bis<br>pyramidal       | pyramiden-bis<br>säulenförmig       | konvex mit<br>Höhlungen                                              | säulen-<br>oder<br>pyramiden-<br>förmig |
| Griffel                                  | 2-spaltig<br>oder<br>einfach | einfach                             | 2-spaltig<br>oder<br>einfach                                         | einfach                                 |
| Narben                                   | 2, selten<br>vereint         | 1                                   | 2, oder<br><u>+</u> vereint                                          | 1                                       |
| * Ca                                     | +                            | -                                   | -                                                                    | -                                       |
|                                          | (-)                          |                                     |                                                                      |                                         |
| * Sklerenchy-<br>matisierung             | +                            | -                                   | -                                                                    | -                                       |
|                                          | (-)                          |                                     |                                                                      |                                         |
| * U-Zellen                               | -                            | +                                   | -                                                                    | +                                       |
|                                          |                              | (-)                                 |                                                                      |                                         |
| * wellenförmig<br>verzahnte<br>Epidermis | -                            | +                                   | +                                                                    | +                                       |

Tab. 3 - Wichtigste Gruppierungsmerkmale der Boraginoideae  
(\* fruchtanatomische Merkmale).

Gliederung herangezogen werden sollten. Ähnliche, wie die in dieser Arbeit vorgenommenen fruchtanatomischen Untersuchungen der anderen Triben würden zweifellos eine weitaus eindeutigere Gliederung der Boraginoideae ermöglichen.

### C) Zusammenfassung

In der vorliegenden Arbeit sollte geprüft werden, ob mittels karpologischer Untersuchungen auf Tribus-Ebene eine Gattungszusammenfassung innerhalb der Boraginoideae durchführbar ist. Ausgehend von der bisherigen Tribus-Einteilung der Unterfamilie wurde besonderes Gewicht auf die Lithospermeae und deren Abgrenzung gelegt. Zweifelhaft, in der Literatur unterschiedlich zugeordnete Gattungen galt es in ihrer systematischen Stellung besonders eingehend zu prüfen. Folgende Ergebnisse konnten erarbeitet werden:

- 1) Zwischen Fruchtmorphologie und -anatomie ist keine Korrelation feststellbar.
- 2) Die Lage der Anheftstelle allein ist für die Tribus-Einteilung nicht maßgebend.
- 3) Frucht- und Samenschale der Boraginoideae sind nicht miteinander verwachsen.
- 4) Die reifen Samen der Boraginoideae besitzen ein meist einzellreihiges Endosperm.
- 5) Die Samenschale ist innerhalb der Boraginoideae gleich aufgebaut.
- 6) Die Lithospermeae besitzen einen sehr einheitlichen, von den anderen Tribus deutlich unterscheidbaren inneren Klausenaufbau.
- 7) Nur bei den Lithospermeae treten Kalkeinlagerung und Sklerenchymatisierung der inneren Schichten auf.
- 8) U-förmig verdickte, die Fruchtwand nach innen abschließende, in einer Reihe angeordnete Zellen, besonders charakteristisch bei Cynoglosseae, treten bei Lithospermeae nie auf.
- 9) Wellenförmig verzahnte Epidermen, die in anderen Triben zumindest häufig sind, fehlen bei Lithospermeen vollständig.

- 10) Infolge ihrer Konstanz innerhalb der Tribus liefert die Fruchtanatomie nur selten gattungs- oder gar art-spezifische Merkmale.
- 11) Die Gattungen *Echium* (incl. *Megacaryon*), *Lobostemon* (incl. *Echiostachys*) und *Halacsya* bilden innerhalb der *Lithospermeae* eine eigene Gruppe.
- 12) Die neuweltlichen Gattungen *Antiphytum*, *Amblynotopsis* und *Amphibologyne* zeigen nahe Beziehungen zu den altweltlichen Gattungen *Megastoma*, *Echiochilon* und *Sericostoma*. Wegen ihrer fruchtanatomischen Gemeinsamkeiten mit den *Lithospermeae* werden diese sechs Gattungen der Tribus angegliedert.
- 13) Die Gattungen *Havilandia*, *Mertensia*, *Myosotis*, *Thaumatocaryon* und *Trigonotis* zeigen fruchtanatomisch keinerlei Beziehungen zu den *Lithospermeae*.

D) Literaturverzeichnis

- Areschoug, Af. W.C., 1881: Om Boragineernas och Labiaternas fruct. Botaniska Not. 1, 1 - 22.
- Avetisjan, E.M., 1956: Morphologie der Mikrosporen bei Boraginaceae. Trudy Bot. Inst. Acad. Sci. Armen. URSS 10, 7-66.
- Baciu, V.A., 1931: Untersuchungen über den Ursprung und die Entwicklung des Elaisoms bei den Boraginaceen. Bul. fac. sti. Cernauti 5, 48-63.
- "- 1935: Anatomie der Boraginaceenfrucht mit besonderer Berücksichtigung des Elaisomes und der Loslösung der Merikarprien. Bul. fac. sti. Cernauti 9, 123-169.
- Barbier, E. & Mathez, J., 1973: Contribution à l'étude des Cynoglossées (Boraginacées): Pardoglossum, genre nouveau du Bassin méditerranéen occidental. Candollea 28, 281-323.
- Bayer de Krämer, G., 1970: Karpologische Untersuchungen an Boraginaceae. Diplomarbeit Universität München.
- Bentham, G. & Hooker, J.D., 1873: Genera Plantarum II, 832-865.
- Berman, A., 1926: Recherches sur la structure anatomique du fruit des Borraginacées. Lons-Le Saunier, Imprimerie L. Declume. Dissertation Paris.
- Boerlage, J.G., 1899: Handleiding tot de Kennis der Flora van Nederlandsch Indie. Beschrijving van de Families en Geslachten der Nederl. Indische Phanerogamen. II, 475-488.
- Brand, A., 1921: Borraginaceae-Borraginoidea-Cynoglosseae. In: Engler, A., Pflanzenreich 78, 1-183.
- "- 1931: Borraginaceae-Borraginoideae-Cryptanthaeae. In: Engler, A., Pflanzenreich 97, 1-236.

- Bresinsky, A., 1963: Bau, Entwicklungsgeschichte und Inhaltsstoffe der Elaiosomen. Studien zur myrmekochoren Verbreitung von Samen und Früchten. Biblioth. Bot. (Stuttgart) 126, 1-54.
- Chatin, J., 1874: Études sur le developpement de l'ovule et de la graine dans les Scrofularinées, les Solanacées, les Borraginees et les Labiées. Ann. sci. natur. Paris, Ser. 5, 19, 5-107.
- Crété, M. P., 1950: Embryogénie des Borragacées. Développement de l'embryon chez l'*Anchusa officinalis* L.C.R. Acad. Sci. Paris 230, 1198-1199.
- Dörfler, I., 1903: Halacsya, eine interessante Phanerogamengattung der Flora Bosniens. Allgem. Bot. Zeitschr. 9, 46.
- Engler, A., 1964: Syllabus der Pflanzenfamilien. Berlin, 12. Auflage, II, 429-434.
- Erdtmann, G., 1971: Pollen morphology and plant taxonomy. Angiosperms. New York.
- Fedoseeva, A.J., 1963: Nekotorye voprosy systematiki Burachnikovych (Boraginaceae) v svete damych mikrokarologii (Einige Fragen der Systematik der Boraginaceae im Lichte der Mikrokarologie). Izv. Woroneschsk. otd. vses. botan. obschtsch. 1963: 86-92 (konnte von mir selbst nicht eingesehen werden).
- Gentry, J.L., 1972: *Moritzia* DC. (Boraginaceae): A Genus new to North America. Fieldiana Botany 36, 2, 13-16.
- Gerlach, D., 1969: Botanische Mikrotechnik. Stuttgart.
- Gürke, M., 1897: Borraginaceae. In: Engler, A., & Prantl, K., Pflanzenfamilien IV, 3 a, 71-131.
- Hegnauer, R., 1964: Chemotaxonomie der Pflanzen. 3, 288-306. Basel u. Stuttgart.

- Holmgren, P.K. & Keuken, W., 1974: Index Herbariorum. Part. I.  
The herbaria of the world (ed. 6). Regnum veg. 92.
- Holub, J., 1973: New names in Phanerogamae 2. Folia Geobot.  
Phytotax., Praha 8, 155-179.
- Huyhn, K.-L., 1971: Le pollen du genre *Arnebia* Forsk. et du  
genre *Macrotomia* DC. (Boraginaceae), et la position  
taxonomique particulière du *M. echioides* (L.) Boiss.  
*Candollea* 26, 165-171.
- Jaretsky, R. & Drimborn, H. I., 1937/38: Über das Vorkommen  
von Kieselsäure und Saponin bei den Boraginaceen.  
*Deut. Heilpflanze* 4, 94-98, 110-114.
- Jodin, H., 1903: Recherches anatomiques sur les boraginées.  
*Ann. sci. nat. Bot. Ser.* 8, 17, 263-364.
- Johansen, D.A., 1940: Plant microtechnique. New York, London.
- Johnston, I. M., 1923: Studies in the Boraginaceae I. Contr.  
*Gray Herb.* 68, 43-80.
- "- 1924 a: Studies in the Boraginaceae II. Contr. Gray  
*Herb.* 70, 1-61.
- "- 1924 b: Studies in the Boraginaceae III. Contr. Gray  
*Herb.* 73, 42-78.
- "- 1925 a: Studies in the Boraginaceae IV. Contr. Gray  
*Herb.* 74, 1-114.
- "- 1925 b: Studies in the Boraginaceae V. Contr. Gray  
*Herb.* 75, 40-49.
- "- 1927: Studies in the Boraginaceae VI. Contr. Gray  
*Herb.* 78, 1-118.
- "- 1928: Studies in the Boraginaceae VII. Contr. Gray  
*Herb.* 81, 1-83.
- "- 1930: Studies in the Boraginaceae VIII. Contr. Gray  
*Herb.* 92, 1-95.
- "- 1932: Studies in the Boraginaceae IX. *Jour. Arnold Arb.*  
13, 1-102.
- "- 1935 a: Studies in the Boraginaceae X. *Jour. Arnold Arb.*  
16, 1-67.

- Johnston, I. M., 1935 b: Studies in the Boraginaceae XI. Jour. Arnold Arb. 16, 145-205.
- "- 1937: Studies in the Boraginaceae XII. Jour. Arnold Arb. 18, 1-25.
- "- 1939: Studies in the Boraginaceae XIII. Jour. Arnold Arb. 20, 375-402.
- "- 1940 a: Studies in the Boraginaceae XIV. Jour. Arnold Arb. 21, 48-66.
- "- 1940 b: Studies in the Boraginaceae XV. Jour. Arnold Arb. 21, 336-355.
- "- 1948: Studies in the Boraginaceae XVI. Jour. Arnold Arb. 29, 227-241.
- "- 1949 a: Studies in the Boraginaceae XVII. Jour. Arnold Arb. 30, 85-110.
- "- 1949 b: Studies in the Boraginaceae XVIII. Jour. Arnold Arb. 30, 111-138.
- "- 1950: Studies in the Boraginaceae XIX. Jour. Arnold Arb. 31, 172-187.
- "- 1951 a: Studies in the Boraginaceae XX. Jour. Arnold Arb. 32, 1-26.
- "- 1951 b: Studies in the Boraginaceae XXI. Jour. Arnold Arb. 32, 303-343.
- "- 1952 a: Studies in the Boraginaceae XXII. Jour. Arnold Arb. 33, 62-78.
- "- 1952 b: Studies in the Boraginaceae XXIII. Jour. Arnold Arb. 33, 299-366.
- "- 1953 a: Studies in the Boraginaceae XXIV. Jour. Arnold Arb. 34, 1-16.
- "- 1953 b: Studies in the Boraginaceae XXV. Jour. Arnold Arb. 34, 258-299.
- "- 1954 a: Studies in the Boraginaceae XXVI. Jour. Arnold Arb. 35, 1-81.
- "- 1954 b: Studies in the Boraginaceae XXVII. Jour. Arnold Arb. 35, 158-166.
- "- 1956: Studies in the Boraginaceae XXVIII. Jour. Arnold Arb. 37, 288-306.

- Johnston, I. M., 1957: Studies in the Boraginaceae XXIX.  
Jour. Arnold Arb. 38, 255-294.
- "- 1959: Studies in the Boraginaceae XXX. Wrightia 2, 13-22.
- Kazmi, S.M.A., 1970: A Revision of the Boraginaceae of West  
Pakistan and Kashmir. Jour. Arnold Arb. 51, 133-184,  
367-402.  
Jour. Arnold Arb. 52, 110-136, 334-363, 486-522, 666-690.
- Lawrence, J. R., 1937: A correlation of the taxonomy and floral  
anatomy of certain of the Boraginaceae, Amer. Jour.  
Bot. 24: 433-444.
- Levyns, M. R., 1934: A Revision of Lobostemon Lehm., and a  
discussion of the Species Problem. Jour. Linn. Soc.  
London (Bot.) 49, 393-451.
- Millsaps, V., 1940: Structure and development of the seed of  
Cynoglossum amabile Stapf. & Drumm. J. Elisha Mitchell  
Sci. Soc. 56, 140-164.
- Molisch, H., 1923: Mikrochemie der Pflanze. Wien. (Verlag  
von Gustav Fischer Jena.)
- Netolitzky, F., 1926: Anatomie der Angiospermensamen. Handb.  
Pflanzenanatomie 10, Berlin.
- Popov, M. G., 1953: Boraginaceae, in Flora URSS 19: 97-691.
- Rechinger, K. H., 1965: Zur Kenntnis der europäischen Arten  
der Gattung Aklanna. Ann. Naturh. Mus. (Wien) 68,  
191 - 220.
- Riedl, H., 1961: Die neue Boraginaceengattung Choriantha und  
ihre Stellung im Verwandtschaftskreis von Onosma. Österr.  
Bot. Zeitschr. 108, 399-407.
- "- 1962 a: Die einjährigen Arten der Gattung Arnebia Forsk.  
Österr. Bot. Zeitschr. 109, 45-80.
- "- 1962 b: Beiträge zur Kenntnis der Gattung Onosma in  
Asien. Österr. Bot. Zeitschr. 109, 213-249.
- "- 1963 a: Bemerkungen über neue oder kritische Boragina-  
ceen der asiatischen Flora. Österr. Bot. Zeitschr. 110,  
511-542.

- Riedl, H., 1963 b: *Decalepidanthus*, eine neue Boraginaceen-Gattung aus NW-Pakistan. *Österr. Bot. Zeitschr.* 110, 608-612.
- "- 1964: Ergänzende Bemerkungen zur Kenntnis von *Arnebia* Forssk. *Österr. Bot. Zeitschr.* 111, 149-153.
- "- 1967: Boraginaceae, in K.H. Rechinger, *Flora Iranica* Lfg. 48, 1-281.
- "- 1968: Die neue Tribus der Trigonotideae und das System der Boraginoideae. *Österr. Bot. Zeitschr.* 115, 291-321.
- "- 1971: Übersicht über die ausdauernden und zweijährigen Arten der Gattung *Arnebia* Forssk. *Ann. Naturh. Mus. (Wien)* 75, 209-222.
- Romeis, B., 1968: *Mikroskopische Technik*. München.
- Schäfer, H., 1942: Die Hohlschuppen der Boraginaceae. *Bot. Jahrb.* 72, 303-346.
- Schnarf, K., 1931: *Vergleichende Embryologie der Angiospermen*. Berlin.
- Souèges, E. C. R., 1923: Développement de l'embryon chez le *Myosotis hispida* Schlecht. *Bull. Soc. bot. France* 70, 385-401.
- "- 1941: Embryogénie des Borragacées. Développement l'embryon chez l'*Symphytum officinale* L.C.R. *Acad. Sci. Paris*, 212, 245-246.
- "- 1943: Embryogénie des Borragacées. Développement l'embryon chez l'*Heliotropium peruvianum* L.C.R. *Acad. Sci. Paris*, 217, 551-553.
- Spengler, H., 1919: Die verschiedenen Typen im Korollenbau von *Lithospermum*. *Österr. Bot. Zeitschr.* 68, 109-123.
- Svensson, H. G., 1925: Zur Embryologie der Hydrophyllaceen, Borraginaceen und Heliotropiaceen mit besonderer Rücksicht auf die Endosperm Bildung. *Inaugural-Dissertation*, Uppsala.
- Tétényi, P., 1974: Données Chimiotaxinomiques sur les Boraginacées. *Acta Bot. Acad. Sci. Hung.* 20 (1-2), 159-167.
- Tokć, E., 1976: Endosperm and embryo development of *Cynoglossum officinale* L. *Acta Biologica Crac.* 19/1, s. Botanica, 47-59.

- Mc Vaugh, R. & Delcourt, A.S., 1975: *Antiphytum parryi* (Boraginaceae) confused with *Heliotropium limbatum*. Contr. Univ. Mich. Herb. 11 (2) 69-71.
- Venkateswarlu, J. & Atchutaramamurti, B., 1955 a: Embryological studies in the Boraginaceae, Proc. 42<sup>nd</sup> Indian Sci. Congr. (Baroda), 237-238.
- Venkateswarlu, J. & Atchutaramamurti, B., 1955 b: Embryologische studies in the Boraginaceae. I. *Coldenia procumbens* Linn. J. India bot. Soc. 34, 235-247.
- Wettstein, R., 1918: *Moltkea Dörfleri* Wettstein und die Abgrenzung der Gattung *Moltkea*. Österr. Bot. Zeitschr. 67 361-369.
- Williams, & Fleming, 1971: Spektroskopische Methoden in der organischen Chemie. Stuttgart.

Nachtrag zu S. 79:

Die von Edmondson (in Willdenowia, 8: 23-36, 1977) in jüngster Zeit unter dem Namen *Arnebia pulchra* (Willd. ex Roemer & Schultes) Edmondson vorgenommene Einbeziehung der Gattung in *Arnebia* läßt sich fruchtanatomisch nicht rechtfertigen.

## L e b e n s l a u f

Am 18. August 1949 wurde ich als Sohn des Postbeamten Rudolf Seibert und seiner Ehefrau Barbara, geb. Pollinger in München geboren.

Im September 1955 trat ich in die Volksschule Argelsried ein und wechselte Anfang September 1959 in die Oberrealschule München-Pasing, das heutige Max-Planck-Gymnasium.

Nach dem Abitur im Juni 1968 begann ich mit dem pharmazeutischen Praktikum in der St. Ulrichs-Apotheke in München. Im September 1970 schloß ich es mit der pharmazeutischen Vorprüfung ab.

Im Sommersemester 1971 nahm ich an der Ludwig-Maximilians-Universität in München das Studium der Pharmazie auf, das ich im Mai 1974 mit dem pharmazeutischen Staatsexamen beendete.

Seit Juli 1974 arbeitete ich unter Anleitung von Herrn Prof. Dr. H. Merxmüller an meiner Dissertation.

Ich bin verheiratet und Vater von zwei Söhnen.

